





STUDIEN

ÜBER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

ANNELIDEN.

EIN BEITRAG ZUR MORPHOLOGIE DER BILATERIEN.

Von

Dr. BERTHOLD HATSCHEK.

Mit 8 Tafeln.



WIEN, 1878.

ALFRED HÖLDER,

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

Rothenthurmstrasse 15.

(Separat-Abdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Instituts zu Wien, Heft 3.)



Studien

über

Entwicklungsgeschichte der Anneliden.

Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien.

Von

Dr. Berthold Hatschek.

Mit 8 Tafeln und 10 Holzschnitten.

Der Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit lag in theoretischen Betrachtungen, die sich zunächst an meine erste Arbeit über Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren knüpften. Ich habe diesen Fragen, welche sich zumeist auf die Bedeutung des metamerischen Baues und auf die morphologische Erkenntniss und Vergleichung der einzelnen Organe der metamerischen Thiere bezogen, einige eingehendere Untersuchungen gewidmet. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen — von denen die erste über Entwicklungsgeschichte von Criodrilus im Jahre 1876 in Linz a. d. Donau, die zweite über Metamorphose von Polygordius in den ersten Monaten des Jahres 1877 in Triest vorgenommen wurde — sind in dem ersten Theile dieser Arbeit in rein descriptiver Weise behandelt.

So wie theoretische Betrachtungen den Ausgangspunkt dieser Arbeit gebildet haben, so sind wieder theoretische Folgerungen und neue Gesichtspunkte das wesentliche Ergebniss derselben. Den theoretischen Betrachtungen ist in dem zweiten Theile dieser Arbeit eine Reihe von Capiteln gewidmet. Einige derselben enthalten Auseinandersetzungen, die sich direct an die zu Anfang der Untersuchung aufgeworfenen Fragestellungen knüpfen. Andere wieder behandeln Fragen, die erst im Verlaufe der Untersuchung sich entwickelt haben, es sind Folgerungen aus neu beobachteten Thatsachen, die oft unerwartet und überraschend genug sich darboten.

I. Theil.

Beobachtungen.

A. Ueber Entwicklungsgeschichte von Criodrilus.

Die Cocons von Criodrilus fand ich in grosser Menge am überschwemmten Ufer stehender Gewässer, welche abgeschnürten Donauarmen ihre Entstehung verdanken. Die sehr bedeutende Anzahl der Cocons, verglichen mit der Häufigkeit der Würmer, lässt mich vermuthen, dass ein Wurm viele Eikapseln während kurzer Zeit producirt.

Die Cocons von Criodrilus zeichnen sich durch ihre bedeutende Grösse vor denen aller anderen Oligochäten aus. Sie bestehen wie jene aus einer pergamentartigen Hülle, welche in Farbe und Beschaffenheit der Hülle der Nepheliscocons sehr ähnlich ist, und aus einem eiweissartigen Inhalt, in welchem sich die einzelnen Eier eingebettet finden. Die Gestalt der Cocons ist langgestreckt spindelförmig; an dem einen Ende, welches sich rasch verjüngt, ist die Wandung zu einem kurzen platten Ende zusammengedrückt, welches wie abgebissen scharf abschliesst; das andere Ende des Cocons ist in einen langen, immer dünner werdenden, unregelmässigen Faden ausgezogen, der kein Lumen mehr enthält; mit letzterem sind sie meist an Wasserpflanzen befestigt. Die Cocons sind oft von Federspuldicke und erreichen ohne den fadenförmigen Fortsatz bis 5 Centimeter Länge. Die einzelnen Cocons enthalten eine grössere Anzahl, wohl meist über 30 Eier; von diesen kommen nicht alle zur Entwicklung; doch enthalten die meisten Cocons in den weiteren Stadien über 5 Embryonen, man findet aber auch solche mit blos einem und dann ungewöhnlich grossen Embryo neben abgestorbenen anderen Entwicklungsstadien, andere wieder, die bis 20 junge Criodrilen enthalten.

Die Eier von Criodrilus ähneln in Bezug auf ihre Grösse und die Beschaffenheit ihres Protoplasmas denjenigen von Lumbricus. Auch die Furchung und Keimblätterbildung verläuft in ähnlicher Weise. Leider habe ich eine genauere Untersuchung der ersten Entwicklungsperiode nicht vorgenommen. Ich hatte in Mitte des Juni 1876 die Cocons in grösserer Menge gefunden, und wendete mich sogleich demjenigen Theil der Entwicklung zu, der mein besonderes Interesse erregte. In der Hoffnung die ersten Stadien auch später noch in genügender Menge zu erhalten, versäumte ich hiervon genügende Abbildungen anzufertigen. Zu Ende des Juni konnte ich aber keine frühen Stadien mehr auffinden.

Aus diesem Grunde verzögerte ich die Veröffentlichung meiner Untersuchung, in der Hoffnung, im nächsten Sommer die Lücken derselben auszufüllen. Ich ward aber im Sommer 1877 insbesondere durch andere Untersuchungen hieran verhindert. So umfasst die vorliegende Untersuchung nur einen Theil, freilich, wie mir dünkt, den interessantesten dieser Entwicklungsgeschichte und auch gerade denjenigen, welcher durch besondere Eigenthümlichkeiten der Entwicklungsweise der Untersuchung die günstigsten Verhältnisse darbietet. Ich will aber hier in Kurzem einige Bemerkungen über die erste Entwicklungsperiode voranschicken.

Die Furchung ist eine inäquale. Das Ei zerfällt zuerst in eine grössere und eine kleinere Furchungskugel. Das nächste Stadium besteht aus 3 Furchungskugeln, die alle in der Grösse untereinander verschieden sind. Auch in den weiteren Stadien, welche eine Furchungshöhle enthalten, ist die eine Seite durch geringere Anzahl grösserer Zellen von der anderen kleinzelligeren Seite zu unterscheiden. Schon im 8zelligen Stadium konnte ich eine bilateral-symmetrische Anordnung der Elemente constatiren. In späteren Stadien sind die schon zahlreicheren Zellen noch immer in einfacher Schicht um die Furchungshöhle gelagert, nur zwei Zellen liegen nach innen zu, von der Oberfläche ausgeschlossen. Diese Zellen scheinen mir die Mesodermanlage zu bilden. Die Lageveränderung der Mesodermzellen, das Hineinrücken von der Oberfläche in die Tiefe geht der als Gastrulabildung zu bezeichnenden Einstülpung des Entoderms der Zeit nach voran; es ist deshalb sehr schwierig zu entscheiden, von welchem der sogenannten zwei primären Keimblätter das Mesoderm abstamme, da dieselben im Stadium der Mesodermbildung weder in ihren Lagebeziehungen, noch in ihren Grössenverhältnissen genügende Anhaltspunkte zur Unterscheidung bieten. Wenn dann nach Ablauf eines Processes, der zwischen Einstülpung und Umwachsung die Mitte hält, durch die Differenz der Lagebeziehungen der eine Theil der Zellen als Ectoderm, der andere als Entoderm sich erweist, so sehen wir, dass gerade die drei grössten Zellen der embryonalen Anlage dem Ectoderm angehören. Man kann sich nun über die Verhältnisse des Embryo in Bezug auf die späteren Körperseiten ganz gut orientiren. Das Vorderende wird von den drei grossen Ectodermzellen gebildet, hinter denselben liegen die Zellen des Entoderms an der Bauchfläche frei zu Tage, während die Rückenfläche und die Seitenflächen vom Ectoderm bedeckt sind; am Hinterende liegen zwischen

Ectoderm und Entoderm in der Tiefe die zwei Zellen des Mesoderms, je eine der rechten und linken Körperseite angehörend, und in der Medianebene einander berührend. In den weiteren Stadien überwächst das Ectoderm, von hinten nach vorne vorschreitend, allmählich das Entoderm. Die ursprünglich weite Gastrulamündung, welche die ganze Bauchfläche eingenommen hatte, schliesst sich allmählich bis zu ihrem vorderen Rande hin, der von den drei grossen Ectodermzellen gebildet wird. Die Entodermzellen sind nun in einer einfachen Schichte um einen centralen Punkt angeordnet, ein Darmlumen ist aber nicht vorhanden. Auch das Ectoderm ist eine durchwegs einfache Zellschicht. Alsbald aber wird von der den Embryo umgebenden eiweissartigen Flüssigkeit ins Innere desselben aufgenommen, und es werden hiedurch wesentliche Veränderungen bewirkt.

Die Aufnahme der Nahrung erfolgt durch eine Oeffnung, welche sich an der ventralen Fläche befindet und nach vorne von den drei grossen Ectodermzellen begrenzt wird. Diese Oeffnung entspricht also der Lage nach vollkommen dem letzten Reste des Gastrulamundes; ob sie neu entstanden oder direct von ersterer abzuleiten ist, ist schon deshalb schwer zu entscheiden, weil diese Oeffnung selbst bei älteren Embryonen im Zustande der Contraction sich der Beobachtung entzieht. Von dieser Oeffnung aus dringt die Nahrung bis in die Mitte des Embryo, wo die Entodermzellen spaltförmig auseinanderweichen. Zugleich füllen sich die Entodermzellen mit einer Menge feiner Eiweisströpfchen. Schon während der Schliessung des Gastrulamundes haben die zwei Mesodermzellen begonnen, sich zu vermehren und haben jederseits eine einfache Reihe von Zellen geliefert, die, in den Seitentheilen des Embryo gelegen, bis zu den drei grossen vorderen Ectodermzellen sich erstrecken.

Durch weitere Nahrungsaufnahme wird das spaltförmige Darmlumen bald zu einer rundlichen Höhlung ausgedehnt, um welche die Entodermzellen in einer einfachen Schichte regelmässig angeordnet sind. Wir wollen den Embryo auf diesem Stadium (Fig. 1 u. 2) genauer in's Auge fassen. Das Ectoderm besteht noch aus grossen, nach aussen rundlich vorspringenden Zellen. Drei grosse Ectodermzellen (Ec), die am Vorderende des Embryo liegen, zeichnen sich durch ihre hervorragende Grösse und ihre Beschaffenheit vor den anderen Ectodermzellen aus. Von diesen 3 grossen Ectodermzellen sind die zwei ventralen symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie die unpaare dorsale in der

Mittellinie selbst gelegen. Die zwei ventralen Zellen begrenzen unmittelbar die Mundöffnung, sie bilden deren vordere Begrenzung, während die hintere Begrenzung von den kleineren Ectodermzellen gebildet wird. Die Mundöffnung, die nach aussen von einem Kranze von Ectodermzellen umgeben ist, auf welchen nach innen sogleich ein Kranz von Entodermzellen folgt, führt unmittelbar in die Darmhöhle. Die Anordnung des Mesoderms wird unsere Aufmerksamkeit besonders in Anspruch nehmen. Wir sehen dasselbe in zwei Zellreihen angeordnet, welche symmetrisch in den Seitentheilen zwischen den primären Keimblättern des Embryo liegen. Diese Zellreihen sind nach hinten durch die zwei grossen Mutterzellen oder Urzellen des Mesoderms abgeschlossen. Diese liegen am hinteren Ende des Embryo und berühren einander in der Medianebene; sie haben ihre Lage von dem Stadium der Einstülpung an beibehalten. Die Mesodermzellreihen erstrecken sich bis in das vordere Ende des Embryo, wo sie an die zwei seitlichen der drei grossen Ectodermzellen stossen. Die reihenweise Anordnung der Mesodermzellen leitet die Bildung von zwei langgestreckten Mesodermstreifen ein, welche später in die Ursegmente des Mesoderms zerfallen. Ich will die Mesodermzellreihen schon jetzt als „Mesodermstreifen“ bezeichnen.

In der bisherigen Terminologie spielte die Bezeichnung „Keimstreifen“ eine grosse Rolle; man verband aber ganz willkürlich sehr verschiedene Begriffe mit diesem Namen; das einemal wurden die Mesodermstreifen des Embryo, so genannt, dann wieder die Anlage des Bauchstranges, der Bauchganglienkette (des Medullarrohres bei den Wirbelthieren), oder gar auch Mund und oberes Schlundganglion mit einbezogen, so dass in einem Falle nur bestimmte Organanlagen des Embryo, in dem anderen Falle alle wesentlichen Organe des Rumpfes, oder gar des gesammten Leibes, mit einbegriffen waren. Ich halte es deshalb für das beste, den Terminus „Keimstreifen“ ein- für allemal ganz fallen zu lassen. Ich werde von Mesodermstreifen, Ursegmenten, Medullarplatten etc. reden. Bei jenen Thieren, wo die wichtigsten Organe des Embryo auf eine streifenförmige Anlage zusammengedrängt sind, während die übrigen Theile membranös verdünnt oder gar in Embryonalhüllen umgewandelt erscheinen, will ich die Bezeichnung „Embryonalstreifen“ anwenden, da ich auch hier den älteren Ausdruck „Keimstreifen“, womit man ja auch anderes bezeichnete, vermeiden will.

Sobald die charakteristischen Lagebeziehungen der Keimblätter durch den Einstülpungsprocess hergestellt sind, beginnt

auch die histologische Differenzirung derselben sich immer mehr geltend zu machen. — Die Ectodermzellen nehmen während der Schliessung des Gastrulamundes eine immer mehr abgeplattete Form an. Dabei werden sie heller, die Körnchen des Protoplasmas werden kleiner und spärlicher, besonders gegen die Peripherie der Zellen zu. Die vorderen drei grossen Ectodermzellen aber, welche, wie weiterhin erörtert werden wird, für eiweissschluckende Embryonen der Oligochäten und Hirudineen charakteristisch zu sein scheinen, enthalten ein von gröberen Körnchen erfülltes, dunkleres Protoplasma. Die besondere Beschaffenheit des Protoplasmas scheint mit einer besonderen Function dieser Zellen Hand in Hand zu gehen. Es wird nämlich durch das Verhalten dieser Zellen zu dem Munde und in den weiteren Stadien zum Oesophagus des Embryo sehr wahrscheinlich gemacht, dass diese Zellen die Function des Eiweissschluckens versehen. Ich halte diese Zellen für contractile Organe des Embryo, wenn ich auch die Contractilität direct am lebenden Objecte nicht mit Sicherheit beobachten konnte. — In den Zellen des Entoderms, welche sich nach Beginn des Eiweissschluckens mit einer Menge feiner Eiweisströpfchen füllen, sammeln sich diese bald zu einer zusammenhängenden Masse, welche das Centrum jeder Zelle einnimmt, während das Protoplasma gegen die Peripherie der Zelle gedrängt wird. Der Zellkern nähert sich zugleich der dem Lumen des Darmes zugewendeten Peripherie der Zelle. Die Scheidung des wandständigen Protoplasmas von dem centralen Eiweisstropfen wird immer schärfer (Fig. 4), und die Entodermzellen ähneln in den weiteren Stadien (vergl. Fig. 18) sehr den blasigen Entodermzellen der Cölenteraten. Das wandständige Protoplasma der Entodermzellen erscheint durch zahlreiche Tröpfchen und Körnchen verdunkelt. — Während die Ectoderm- und Entodermzellen sich durch histologische Differenzirung von der ursprünglichen Structur der Furchungszellen entfernt haben, zeigen die Mesodermzellen eine Beschaffenheit, welche nicht wesentlich von derjenigen der Furchungskugeln abweicht; namentlich an den am Hinterende des Embryo gelegenen Urzellen des Mesoderms kann man sehr gut die den Furchungskugeln eigenthümliche Protoplasmabeschaffenheit erkennen; das Protoplasma ist mit zahlreichen dunkeln Körnchen ziemlich gleichmässig erfüllt. Die Mesodermzellen behalten gerade so wie bei Unio und Pedicellina und auch bei Lumbricus, die ursprüngliche Beschaffenheit der Furchungskugel oder in letzter Instanz der Eizelle.

Unter fortwährender Aufnahme von Eiweiss wächst der Embryo rasch heran. Betrachten wir nun die Veränderungen, die an einem etwas älteren Stadium (Fig. 5 u. 6) sich zeigen. — Das grössere Volumen des Embryo ist wesentlich auch durch die Vergrösserung des Darmlumens bedingt; es erscheint deshalb der Embryo in seiner hinteren Hälfte wie aufgebläht. Es hat aber auch eine Vermehrung der Zellen stattgefunden. Die Ectodermzellen haben sich etwas mehr abgeplattet, mit Ausnahme der Schluckzellen; auch die Anzahl der letzteren erscheint vermehrt. — Die Protoplasmawände der grossblasigen Entodermzellen bilden von der Fläche gesehen ein sehr auffallendes Netzwerk (Fig. 5). Auch die Anzahl der Mesodermzellen hat zugenommen, wahrscheinlich durch Vermehrung von den Urzellen aus. Die Urzellen des Mesoderms haben, indem sie sich von der Medianebene entfernten, ihren gegenseitigen Contact aufgegeben. Die übrigen, in den Seitentheilen des Embryo gelegenen Mesodermzellen sind noch immer in einer einfachen Reihe angeordnet. Bei genauerem Studium des Embryo können wir die Anlage des Oesophagus in demselben wahrnehmen.

Schon in Fig. 3, welche den optischen Durchschnitt von Fig. 2, eines etwas älteren Stadiums als Fig. 1, darstellt, kann man sehen, dass unterhalb der Schluckzellen zwei kleinere Ectodermzellen des Mundrandes nach innen vorwachsen (in Fig. 3 ist blos die Zelle der linken Seite zur Darstellung gekommen), so dass ein ganz kurzes Ectodermrohr als erste Andeutung des Oesophagus schon in diesem Stadium besteht. Die Oesophagusbildung ist im Stadium der Fig. 5 weiter vorgeschritten, indem sich das Ectodermrohr verlängerte. In Fig. 7 ist ein optischer Durchschnitt dargestellt, dessen Ebene etwas näher zur Bauchfläche gelegen ist, als die von Fig. 6. Wir sehen hier, dass die vordere Wand des Oesophagus durch die grösseren Schluckzellen, die hintere Wandung durch kleinere, von aussen her nach innen vorgerückte Ectodermzellen gebildet wird. Ich füge noch die Bemerkung hinzu, dass die innere Mündung des Oesophagus ausschliesslich von einem Kranze der kleineren Ectodermzellen gebildet wird.

In den nächstfolgenden Stadien findet man den Embryo schon ausserhalb der Eimembran frei im Eiweiss des Cocons. Er nimmt jetzt viel reichlichere Eiweissmassen in seinen Darm auf und sein Wachsthum schreitet um so beschleunigter vorwärts. Durch bedeutende Ausdehnung des Darmlumens bläht er sich zu einer Hohlkugel auf, deren Wandung von den Keimblättern

gebildet ist. Die wesentlichsten Veränderungen, denen der Embryo zugleich unterliegt, sind folgende. Die Mesodermstreifen, die in Fig. 6 noch von einfachen Zellenreihen gebildet waren, werden allmählich mehrreihig, und zwar beginnt diese Veränderung der Mesodermstreifen von vorne her (schon in Fig. 6 sehen wir an dem vordersten Ende des Mesodermstreifens der einen Seite zwei Mesodermzellen nebeneinander liegen). Der Vermehrungsprocess schreitet immer weiter nach rückwärts vor, so dass zuletzt nur noch das hinterste Ende der Mesodermstreifen einreihig bleibt (Fig. 8). Während der Grössenzunahme des Embryo wachsen auch die Mesodermstreifen bedeutend in die Länge, und es ist auch eine relative Lageveränderung derselben zu bemerken. Erstens rücken die Urzellen des Mesoderms, welche das Hinterende der Mesodermstreifen bilden, noch mehr auseinander, dann aber rücken die Mesodermstreifen, die ursprünglich in den Seitentheilen des Embryo gelegen waren, immer mehr gegen die Bauchfläche. Dies wird dadurch bewirkt, dass die Rückenhälfte des Embryo sich viel mehr ausdehnt als die Bauchhälfte. Die Ectodermzellen der Rückenfläche sind daher auch mehr abgeplattet als die der Bauchfläche (Fig. 8). Die Schluckzellen werden an ihrer Oberfläche allmählich von den kleineren Ectodermzellen umwachsen; der Beginn dieses Processes ist schon in Fig. 5 wahrzunehmen. Aber auch von der Begrenzung des Oesophagus werden sie ausgeschlossen, indem sich die Halbrinne der kleinen Zellen (Fig. 7) zu einem vollkommenen Rohre schliesst.

Das Resultat aller dieser Veränderungen sehen wir in Fig. 8 und 9 vor uns. Ich besitze eine ganze Reihe von Präparaten, an welchen ich diese Veränderungen in allen Stadien studiren konnte. Ich habe die Zwischenstadien aus ökonomischen Rücksichten nicht abgebildet.

Der in Fig. 8 abgebildete Embryo ist wohl um das Dreifache des Durchmessers herangewachsen (die Vergrösserung von Fig. 8 ist $\frac{120}{1}$, die der vorhergehenden Figuren aber $\frac{450}{1}$). Bei schwacher Vergrösserung und bei flüchtiger Betrachtung erscheint derselbe als eine bräunliche, an ihrer Oberfläche mit einem polygonalen Netzwerk bedeckte Kugel. Diese bräunliche, kugelförmige Masse ist nun nichts anderes, als die das Darmlumen und die Entodermzellen erfüllende Eiweissmasse, welche durch die Verdauungsvorgänge bräunlich gefärbt wird. Die polygonale Zeichnung der Oberfläche ist durch die Protoplasmawände der Entodermzellen hervorgebracht; das sehr durchsichtige Ectoderm und Mesoderm

ist optisch sehr wenig auffallend. In Fig. 8, welche den Embryo von der Seite gesehen darstellt, ist die polygonale Zeichnung wiedergegeben, welche von den Protoplasmawänden der Entodermzellen herrührt. Am Rande sehen wir sowohl den optischen Durchschnitt des grossblasigen Entoderms, als auch der darüberliegenden Ectodermschichte. An der Flächensicht ist auch der Mesodermstreifen dargestellt; derselbe besteht aus einer mehrfachen Zellreihe und ist im vorderen Drittheil sogar zweischichtig, weiter nach hinten nimmt seine Breite ab und an seinem Hinterende folgt nach einer kurzen einfachen Zellenreihe die grosse Urzelle des Mesoderms. Der Mesodermstreifen hat an seinem vorderen Ende eine weitere Entwicklungsstufe erlangt, während sein Hinterende, wo die einfache Zellreihe und die grosse Urzelle des Mesoderms persistirt, den ursprünglichen einfachen Bau beibehalten hat. Nach vorne zu erstrecken sich die Mesodermstreifen zu den Seiten des Mundes bis an die Schluckzellen hin. Der Oesophagus zeigt Verhältnisse, die das Resultat der oben beschriebenen Vorgänge sind; er ist ein ziemlich langes, dünnwandiges Ectodermrohr, das nach dem Rücken zu verläuft und zwischen der Entodermschichte und den ihm auflagernden Schluckzellen gelegen ist (Fig. 9). Wie die Abbildung zeigt, sind die Schluckzellen nach aussen gänzlich von den kleineren Ectodermzellen überwachsen. Das Ectoderm erweist sich im Uebrigen auf der Bauchseite, d. h. in der Region zwischen den Mesodermstreifen etwas dicker und ist dort mit zarten Flimmerhaaren bedeckt. Zu beiden Seiten der Mundöffnung zeigt es sich besonders verdickt. In Fig. 10 ist die Mundregion eines Embryo von ähnlichem Stadium ausgebreitet und von der Fläche gesehen dargestellt. Es ist das Verhältniss von Ectoderm, Entoderm, Oesophagus mit Mundöffnung, innerer Mündung und Schluckzellen wahrzunehmen.

Bevor noch die Bildung der Ursegmente aus dem Materiale der Mesodermstreifen beginnt, also am ungegliederten Embryo, sind noch einige weitere Entwicklungsvorgänge zu beobachten. Vorerst kommt der Oesophagus zur weiteren Entwicklung; er wächst in die Länge und die Schluckzellen bleiben hiebei an seinem hinteren Ende, welches mit weiter Mündung in das Lumen des Mitteldarmes sich öffnet (Fig. 11). Das Eiweiss wird durch die Flimmerbewegung der Oesophaguszellen in demselben fortbewegt, und es ist demnach die Function der Schluckzellen von geringerer Bedeutung als in den früheren Stadien. Ueberdies beginnt sich auch der Mundwulst schärfer auszuprägen, und es

beginnen sich an demselben histologische Veränderungen zu zeigen, die wir in ihrer weiteren Ausbildung in den späteren Stadien näher besprechen wollen. Vor der Mundöffnung, nur in geringer Entfernung von dem vorderen Mundrande, entsteht durch rege Zellvermehrung eine quergestellte längliche Verdickung des Ectoderms; diese jetzt noch einschichtige Zellanhäufung ist die Scheitelplatte, von welcher ans die Differenzirung des oberen Schlundganglions beginnt. Wir sehen ferner, dass das vorderste Ende der Mesodermstreifen in diesem Stadium nicht mehr die frühere Anordnung der Zellen zeigt, da dieselben namentlich in Beziehungen zum Mund und Oesophagus getreten sind.

Bei den weiteren Entwicklungsvorgängen wollen wir vornehmlich auf einige wichtige Punkte unsere Aufmerksamkeit richten: Erstens die Ausbildung des Gegensatzes von Kopfregion und metamerisch gegliedertem Rumpfe, zweitens die Entwicklung des Kopfes mit seinen charakteristischen Organen, und drittens die Entwicklung des metamerischen Baues des Rumpfes und die Entwicklung einiger metamerischer Organe.

Die Ausbildung des metamerischen Baues beginnt mit Veränderungen, welche nicht etwa den ganzen Embryonalleib, sondern nur eines seiner Primitivorgane, die Mesodermstreifen nämlich, betreffen. Die Mesodermstreifen zerfallen in gleichartige, der Reihe nach hintereinander liegende Abschnitte, es sind das die Ursegmente des Mesoderms. Dieser Process tritt in solcher Weise auf, dass zuerst die vordersten Ursegmente entstehen und die nachfolgenden Ursegmente successive von dem hinteren ungegliederten Mesodermstreifen sich abschnüren. In der Reihe der Ursegmente sind demnach die vordersten die ältesten, auf diese folgen die anderen Ursegmente in abgestufter Altersreihe bis zum hintersten jüngsten, an dieses aber schliesst sich noch ein ungegliedertes Stück des Mesodermstreifens, welches immer neue Ursegmente producirt. In der Region der vorderen Ursegmente beginnen sich allmählich die einzelnen Organsysteme als Muskelfasern, Leibeshöhle, Dissepimente, Segmentalorgane, Borstensäcke, Medullarplatten, Blutgefässsystem auszubilden, während im hinteren Theile des Embryo von den ungegliederten Mesodermstreifen aus noch immer neue Ursegmente gebildet werden. Man kann demnach alle Ausbildungsstufen der metamerischen Organe an einem einzelnen Stadium des Embryo beobachten. Während die vordersten Segmente schon Segmentalorgane, Borstensäcke etc. zeigen, sind an dem hinteren Ende des Embryo die ungegliederten Mesodermstreifen noch in

ihrem ursprünglichen Baue erhalten, sie gehen nach hinten in eine einfache Zellreihe über und an dem hintersten Ende derselben liegen noch die grossen Urzellen des Mesoderms; wir werden weiterhin sehen, dass diese durch fortgesetzte Theilung an dem fortdauernden Längenwachsthum der Mesodermstreifen wesentlichen Antheil nehmen.

Dem metamerisch gebauten Rumpfe lässt sich das abweichend gebaute Vorderende des Embryo als Kopfsegment gegenüberstellen. Wir sahen, dass schon am ungegliederten Embryo das vordere Ende der Mesodermstreifen, zum Mundwulst und Oesophagus in Beziehung tretend, die regelmässige Anordnung der Zellen verloren hatte. Es gehen diese Zellen zumeist in die Bildung von Muskelfasern ein, welche dem Oesophagus und Munde und dem späteren Stirnlappen angehören. Das erste Ursegment entsteht weiter hinten, in der Gegend hinter dem Mundwulste, ist aber nach vorn zu gegen die eben besprochenen Mesodermzellen nicht scharf abgegrenzt. Der vor dem ersten Ursegmente gelegene Theil des Embryo, den wir als Kopf bezeichnen, unterscheidet sich von dem als Region der Ursegmente zu charakterisirenden Rumpfe nicht nur durch die abweichende ursprüngliche Lagerung der Mesodermzellen, sondern überhaupt dadurch, dass er ganz andere Organe besitzt als die Segmente des Rumpfes. Wir unterscheiden demnach am gegliederten Embryo zwei Abschnitte. Erstens den vorderen Abschnitt oder Kopf, welcher Region entwicklungsgeschichtlich Mund, Oesophagus und oberes Schlundganglion angehören, und zweitens den hinteren Abschnitt oder Rumpf. Der Rumpf besteht aus einer Reihe von Metameren und aus einem hinteren ungegliederten Abschnitte, von welchem aus eine fortwährende Neubildung von Metameren vor sich geht.

Wir wollen vorerst die Entwicklungsgeschichte des Kopfes und seiner charakteristischen Organe besprechen.

Wir hatten die Kopfregion an den letzten Stadien des ungegliederten Embryo in Fig. 11 kennen gelernt. In den jüngsten Stadien des gegliederten Embryo, in welchem erst einige wenige Ursegmente gebildet sind, zeigt die Kopfregion noch im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Wie schon erwähnt wurde, setzt sich bei Bildung der Ursegmente das Mesoderm der Kopfregion nicht scharf gegen das hinter der Mundregion gelegene erste Ursegment ab. Trotzdem prägt sich der Gegensatz zwischen Kopf und erstem Rumpfsegment später durch die in letzterem auftretenden Metamerorgane (Leibeshöhle, Anlage des Segmental-

organs, Borsten, Bauchstrang etc.) genügend scharf aus. Der Kopfregion gehört der Mundwulst und Oesophagus an, und auch ein Theil des Entoderms (Mitteldarm), welches unterhalb der Ectodermgebilde ausgebreitet ist. Wir werden aus dem weiteren Verlaufe der Entwicklung ersehen, dass die vor dem Munde gelegene Ectodermverdickung, die Scheitelplatte, dem vorderen Körperpole entspricht. Derjenige Theil des Oesophagus, welcher in dem flächenhaft ausgebreiteten, in Fig. 11 abgebildeten Präparate noch weiter nach vorne zu liegen kommt, gehört also schon der Rückenregion des Embryo an. Das Verhalten des Oesophagus wird auch aus den halbschematischen Darstellungen älterer Embryonen (Fig. I und II, Taf. III) ersichtlich werden. Der Oesophagus geht unterhalb der Scheitelplatte nach dem Rücken zu und mündet auf der Rückenfläche des Entodermsackes in das Lumen desselben ein.

Im weiteren Stadium, wo in den vordersten Körpersegmenten schon Leibeshöhle und Segmentalorgane angelegt sind, können wir wesentliche Veränderungen der Kopfregion (Fig. 12) constatiren. Die Ausbildung der Scheitelplatte ist weiter vorgeschritten; diese, jetzt schon eine mehrschichtige Ectodermverdickung, bildet einen quergestellten, nach den Seiten zu verbreiterten Streifen. Zwischen Mund und Scheitelplatte liegt ein ziemlich kleinzelliges Ectodermfeld, jenseits der Scheitelplatte beginnen die flächenhaft sehr ausgedehnten, aber abgeplatteten, dünnen Ectodermzellen der Rückenfläche.

Am Mundwulste gehen sowohl Formveränderungen, als auch histologische Veränderungen vor sich. Der früher nach hinten offene Wulst wird durch Vereinigung der Seitenhälften geschlossen. Die Zellen des Mundwulstes vergrössern sich und erhalten ein dunkleres, körnchenreiches Protoplasma, welche Veränderungen schon im Stadium der Fig. 11 sich zu bilden begannen. Wieder andere Veränderungen gehen am vorderen Mundrande vor sich; es beginnt eine Faltung des Ectoderms einzutreten, die vom vorderen, äusseren Mundrande ausgeht und die Ausbildung einer Flimmerrinne einleitet, die dort beiderseits in die Mundöffnung führt. Es flimmern zwar die gesammten Ectodermzellen der Kopfregion, aber die zum Munde führenden Flimmerrinnen zeichnen sich durch besonders starke Flimmerhaare aus.

Auch die platten, dünnen Zellen des immer länger auswachsenden Oesophagus sind mit Flimmerhaaren bedeckt, und es ist vornehmlich die Flimmerbewegung, die in diesem Stadium die

Zuleitung der Eiweissmassen in den Mitteldarm bewirkt. Die Schluckzellen am inneren Ende des Oesophagus sind sowohl ihrer Lagerung als histologischen Beschaffenheit nach sichtlich in Zerfall begriffen.

In dem vorliegenden Stadium ist eine durch Auseinanderweichen von Haut und Darmblatt entstandene Höhle zur Ausbildung gekommen, welche wir als Kopfhöhle bezeichnen wollen. Der Oesophagus bleibt hiebei dem Darmblatte anliegend (vergl. Fig. I, Tafel III, welche zwar einem etwas späteren Stadium entspricht). Die Kopfhöhle unterscheidet sich von der segmentalen Leibeshöhle des Rumpfes durch ihr Verhältniss zu den Keimblättern. Die Kopfhöhle ist durch Auseinanderweichen von Ectoderm und Entoderm entstanden, welche beide Blätter ursprünglich unmittelbar an der Begrenzung dieser Höhle theilnehmen, während die segmentale Leibeshöhle des Rumpfes durch Spaltung des Mesoderms entsteht und allseitig von Mesodermzellen begrenzt ist. Während die Kopfhöhle als eine unpaare Höhle am Vorderende des Embryo entsteht, ist die Leibeshöhle jedes Rumpfmetamers ursprünglich in zwei vollkommen getrennten Hälften, einer rechten und einer linken, angelegt. — Die Mesodermzellen des Kopfes haben sich zum Theil in einzellige, langgestreckte Muskelfasern umgewandelt, welche geringe Gestaltveränderungen des Kopfes bewirken können.

Betrachten wir die Kopfregion eines weiter vorgeschrittenen Stadiums (Fig. 13).

Die Scheitelplatte, die sich im Verlaufe der Weiterentwicklung immer mehr verdickt, beginnt sich von den Seitentheilen aus mit zwei Schenkeln gegen die Mundöffnung hin auszubreiten und nimmt so eine hufeisenförmige Gestalt an. Die seitlichen Schenkel der Ectodermverdickung breiten sich immer weiter nach hinten aus, zuerst bis zu den Seiten des Mundwulstes und dann bis in die Rumpfregion hin, wo sie als Medullarplatten die seitlichen Anlagen des Bauchstranges bilden. Auch am Rumpfe wachsen sie immer weiter nach hinten (Fig. 13, dasselbe Stad. in Fig. 17). Die hufeisenförmige Scheitelplatte beginnt sich an ihrem hinteren, dem Munde zugekehrten Rande scharf abzusetzen, indem sich die tiefere Lage des Ectoderms, wulstförmig in die Kopfhöhle vorspringend, hier zuerst zur Bildung des oberen Schlundganglions abzulösen beginnt. Auch reihen sich an diesem hinteren Rande schon Mesodermzellen zur Bildung des Neurilemms dem Scheitelplattenwulste an.

So beginnt sich das obere Schlundganglion vom Ectoderm abzulösen, während seine hintersten Ausläufer, die später die Schlundcommissur bilden, noch mit dem Ectoderm innig zusammenhängen.

Auch die Entwicklung von Mundwulst und Flimmerrinnen hat bedeutende Fortschritte gemacht. Das Wachsthum der Flimmerrinnen schreitet an dem Ende derselben immer weiter fort; sie sind im Stadium der Fig. 13 schon bedeutend länger geworden und beginnen jetzt nach vorne und dem Rücken zu umzubiegen; auch sind sie, als tiefe, von einem vorderen und hinteren Wulste begrenzte Rinnen, zu schärferer Ausprägung gekommen. Der vordere Wulst geht in den vorderen Mundrand direct über, der hintere Wulst verliert sich in der oberen Oesophagus-Wandung, in welcher sich die Rinne noch eine Strecke weit fortsetzt. Von der vorderen Hälfte des Mundrandes, die von diesen Faltensystemen gebildet wird, setzt sich die hintere Hälfte, der Mundwulst, als eine halbmondförmige verdickte Masse sowohl der Form, als auch der histologischen Beschaffenheit nach scharf ab. Die Ausbildung der sehr eigenthümlichen histologischen Verhältnisse ging allmählich, schon vom Stadium der Fig. 11 an, vor sich. Die Zellen des Mundwulstes erhielten, wie schon erwähnt, ein dunkelkörniges Protoplasma, ferner begannen Vacuolen in einzelnen Zellen aufzutreten, die den Zellkern gegen die Peripherie der Zelle drängten. In Fig. 13 sehen wir endlich die Zellen meist von keulenförmiger Gestalt radiär im Mundwulste angeordnet; die gegen den Oesophagus gewendete Hälfte der Zellen ist eine strangförmige dunkle Protoplasmamasse, während die äussere, meist durch eine Vacuole aufgeblähte Hälfte den Zellkern enthält. Dieses eigenthümliche Ectodermgewebe scheint mir contractiler Natur zu sein und Schluckbewegungen des Mundes zu ermöglichen. Seine Ausbildung nimmt in dem Masse zu, als die am hinteren Ende des Oesophagus gelegenen Schluckzellen rückgebildet werden. Doch auch dieser Mundwulst ist ein provisorisches Organ und erleidet späterhin, wenn die Oesophagusmusculatur zur Ausbildung kommt, seine Rückbildung. Der Oesophagus ist im Wesentlichen von demselben Baue, wie in Fig. 11 und 12; von der Mundöffnung an sich rasch verdünnend besteht er in dem grössten Theile seiner Ausdehnung aus sehr platten, dünnen Zellen; Mesodermelemente liegen ihm nur in seinem Anfangsstücke an. Er hat sich beinahe um das Doppelte verlängert. Die Schluckzellen an seinem hinteren Ende sind immer mehr in Auflösung begriffen; sie beginnen sich all-

mählich — schon im Stadium der Fig. 12 — mit feinen Fetttröpfchen zu füllen und zerfallen, nachdem auch die Kerne zerklüftet und undeutlich geworden sind, in viele kleine, unregelmässige Theilstücke, die sich allmählich in der Kopfhöhle zerstreuen und da resorbirt werden.

In weiteren Stadien, in welchen der Embryo bereits seine kugelige Form verliert und sich an seinem vorderen und hinteren Ende zuzuspitzen beginnt — in den vorderen Rumpfsegmenten sind auch schon die Borsten durchgebrochen — finden wir die morphologischen Verhältnisse des Kopfes schärfer ausgeprägt. (Fig. 15.) — Das zugespitzte vordere Körperende entspricht der früheren Scheitelplatte. Das obere Schlundganglion ist aber schon vollkommen scharf vom Ectoderm der Oberfläche, der Epithelschichte, gesondert; doch findet es sich noch an seinem Entstehungsorte, also im vordersten Körperende (dem Kopflappen), der Haut unmittelbar anliegend. Nach rückwärts steht dasselbe durch die Schlundcommissur mit dem ebenfalls schon vom Ectoderm gesonderten Bauchstrang in Verbindung.

Die früher flache Kopfhöhle hat sich vergrössert und zeigt eine im Durchschnitte mehr dreieckige Form (vergl. den schematischen Längsschnitt Fig. II, Tafel III). — Den Mundwulst finden wir beinahe ganz vom vorderen Mundrande überdeckt. — Die Flimmerrinnen haben eine noch mächtigere Ausbildung erlangt, sie erstrecken sich schon weit gegen den Rücken hin. In weiteren Stadien kommen sie in der Mittellinie des Rückens zur Verschmelzung, und bilden dann eine, den Kopf nahe an seinem hinteren Rande kreisförmig umziehende Flimmerrinne, die an der Bauchseite in die Mundöffnung mündet. — Dieser embryonale Apparat ist noch an solchen Stadien zu finden, die schon sämmtliche Organe (mit Ausnahme der Geschlechtsorgane) und die wurmförmige Gestalt besitzen, und wird demnach erst in den letzten Entwicklungsstadien rückgebildet.

Schon am ungegliederten Embryo (Fig. 8) hatte die Bauchseite eine geringere Ausdehnung als die Rückenseite, wodurch die Mesodermstreifen gegen die Bauchseite zu scheinbar zusammenrückten. Dieser Process schreitet nicht nur während der Bildung der Ursegmente fort, sondern auch in weiteren Stadien, wo die Organe in den Ursegmenten sich differenziren; in diesen späteren Stadien kommt noch hinzu, dass die Mesodermplatten gegen die Bauchseite zu schneller vorwachsen als gegen die Rückenseite, und überdies findet auch eine wirkliche Zusammenziehung und

dadurch Verschmälerung der Bauchfläche statt. Da sich auf Kosten der Ursegmente die Muskelfelder, die Dissepimente, die Segmentalorgane und Borstensäckchen entwickeln, und auch das Ectoderm in der Gegend der Mesodermsegmente verdickt ist, während es am Rücken eine sehr dünne abgeplattete Zellschicht bildet, und in den weiteren Stadien die dem Ectoderm angehörenden Medullarplatten als Anlagen des Bauchstranges selbstverständlich in der Bauchregion entstehen, so finden wir sämmtliche wesentlichen Organanlagen des Rumpfes auf einem verhältnissmässig schmalen Streifen des kugelförmig aufgeblähten Embryo zusammengedrängt.

Wir wollen diesen Streifen mit Einbeziehung des am Vorderende gelegenen Kopfes (Mund- und Scheitelplattenregion) als Embryonalstreifen bezeichnen, da wir die bisherige Bezeichnung Keimstreifen, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, ganz vermeiden wollen. — Durch die bedeutende Ausdehnung der Rückenfläche ist das Darmlumen zu einem grossen, mit Nahrungsmaterial gefüllten Hohlraum geworden, analog dem Dottersacke der Wirbelthiere.

Es ist sehr leicht, diese Embryonen, deren eigentlicher Leib als eine dünne Wandung, den sehr grossen centralen, eiweisserfüllten Raum umgibt, zur Untersuchung zu präpariren. Wenn man die Embryonen, nachdem sie durch härtende Reagentien eine grössere Consistenz erlangt haben, am Rücken spaltet, so gelingt es leicht, die centrale Eiweissmasse zu entfernen und sodann den Embryonalstreifen auf dem Objectträger flach auszubreiten. Man kann das Präparat noch färben und in Canadabalsam oder anderen Conservirungsmitteln dauernd aufbewahren. Solche Präparate gestatten einen sehr guten Einblick in den Bau des Embryonalstreifens, da man bei der grossen Dünne und Durchsichtigkeit des Objectes Zelle für Zelle daran studiren kann. Trotzdem ist zum Studiren vieler Verhältnisse auch hier die Anwendung der Schnittmethode unumgänglich nothwendig.

Wir hatten schon oben erwähnt, dass in solchen Stadien, wo die vordersten Rumpfsegmente schon alle wesentlichen Organanlagen zeigen, im hinteren Theile des Embryonalstreifens noch immer neue Ursegmente von den Mesodermstreifen aus gebildet werden. Man kann an einem solchen Embryonalstreifen alle Stadien der Metamerentwicklung und auch noch am Hinterende die Mesodermstreifen in ihrem ursprünglichen Baue beobachten. Wir wollen die Entwicklung der Metameren des Rumpfes an solchen

Embryonalstreifen, von welchen wir zwei verschiedene Stadien in Fig. 16 und 17 bei schwacher Vergrösserung abgebildet sehen, näher studiren. Gehen wir von der Betrachtung des noch unsegmentirten Theiles des Mesodermstreifens aus. Wir finden die Mesodermstreifen in ihrem hinteren Theile noch von genau demselben Baue, den wir an denselben in jenen Embryonalstadien kennen gelernt hatten, wo noch überhaupt keine Ursegmente zur Entwicklung gekommen waren.

Nur an ihrem Vorderende haben die Mesodermstreifen eine weitere Differenzirung angenommen. Diese nach vorne zu fortschreitende Differenzirung findet sich, wie in der Ausbildung der Segmente, so auch im ungegliederten Mesodermstreifen ausgeprägt. Wir können, von hinten nach vorn vorschreitend, an dem Mesodermstreifen sämmtliche Stadien seiner Entwicklung vorfinden.

Wir lernten die Entwicklung des gesammten Mesoderms aus blos zwei Urzellen oder Mutterzellen kennen. Diese Urzellen finden wir in ihrer ursprünglichen Grösse und Beschaffenheit — zu der sie sich nach jeder Theilung regeneriren — am hintersten Ende der Mesodermstreifen (vergl. die Urzelle in Fig. 18, welche das Hinterende des Mesodermstreifens von Fig. 17 darstellt, mit den in Fig. 2, 3 und 6 abgebildeten Stadien). Weiterhin sahen wir die Urzellen eine einfache Zellreihe, das ursprünglichste Stadium der Mesodermstreifen, produciren. Auch in Fig. 17 und 18 sehen wir diesen ursprünglichen Zustand der einfachen Zellreihe nach vorne von der Urzelle folgen. Wir sahen dann den Mesodermstreifen mehrreihig und endlich mehrschichtig (zweischichtig) werden. Dieselben Stadien der Entwicklung folgen hier (Fig. 18) noch weiter nach vorne.

Die Urzellen des Mesoderms sind immer in reger Theilung begriffen. Man findet sehr häufig an den Präparaten Theilungserscheinungen (spindelförmige Kerne, Körnchenradien im Protoplasma) dieser Zellen vor. Die Theilung ist eine charakteristische, mit Regelmässigkeit sich fortwährend in derselben Weise wiederholende. Die ovoide Urzelle liefert stets an ihrem dem Mesodermstreifen zugekehrten Ende durch eine ungleiche Theilung eine viel kleinere Zelle, welche sich der Mesodermzellenreihe anschliesst. Nach jeder Theilung kehrt die Urzelle zu ihrer ursprünglichen Beschaffenheit und durch Wachsthum zu ihrer ursprünglichen Grösse zurück.

In der Mesodermzellenreihe sieht man die kleinste Zelle am Hinterende unmittelbar an der Urzelle liegen und beobachtet eine

continuirliche Steigerung der Grösse der Zellen nach vorne zu. Erst dort, wo der Mesodermstreif mehrreihig wird, werden die Zellen plötzlich kleiner. Das rührt daher, dass die kleinen von der Urzelle aus durch Theilung entstandenen Zellen zuerst heranwachsen, ohne sich zu theilen; wenn endlich ihre Theilung erfolgt, so geschieht dies in der Längsrichtung, so dass dadurch der Mesodermstreif sogleich mehrreihig wird. Während demnach an dem vorderen Ende die Zellreihe (in welcher die hinterste Zelle die jüngste, die vorderste die älteste ist) durch Theilung fortwährend mehrreihig wird, wird sie an ihrem Hinterende durch Theilung der Urzelle fortwährend regenerirt, verlängert.

Je reger die Theilung der Urzelle ist, desto länger ist die einfache Zellreihe. An den ältesten unsegmentirten Embryonalstadien (Fig. 8) findet man die einfache Zellreihe sehr kurz, an älteren Embryonen (Fig. 16, 17), wo das Wachsthum sich progressiv gesteigert hat, ist sie wieder viel länger. Doch ist ihre Länge, wie auch das Wachsthum der Embryonen, variabel; manchmal ist die Zellreihe beinahe doppelt so lang, als die in Fig. 18 abgebildete.

In den vorliegenden Stadien (Fig. 16, 17) ist die Mesodermzellenreihe stets in einer Bogenlinie nach aussen (gegen den Rücken zu) gekrümmt. Die Wachsthumsrichtung des Mesodermstreifens ist hier, am Hinterende, direct gegen die Mittellinie des Bauches gekehrt, weiter nach vorne zeigt derselbe unter Veränderung seiner Richtung eine sanftere Convergenz gegen die Bauchlinie. Es lässt sich hier derselbe Vorgang, wie früher an den gesammten Mesodermstreifen, constatiren — das Zusammenrücken derselben gegen die Bauchlinie lässt sich hier am Hinterende, welches gleichsam in fortwährender Neubildung ist, noch fortgesetzt beobachten.

Die Mesodermstreifen zeigen nach vorne zu, wo sie zuerst mehrreihig und dann mehrschichtig werden, eine unregelmässige seitliche Begrenzung. Noch weiter nach vorne werden sie unter steter Vermehrung der Zellen breiter und ihre seitliche Begrenzung wird regelmässiger, zugleich nähern sie sich hier noch mehr der Bauchlinie.

Das Ectoderm ist in der Gegend der Mesodermstreifen, bis gegen die Urzellen hin, aus kleinen kubischen, wie es scheint in reger Theilung begriffenen Zellen gebildet, und nimmt an den Wachsthumserscheinungen der hinteren Region des Embryonalstreifens entsprechenden Antheil. Eine kurze Strecke hinter den Urzellen beginnen schon die grossen, stark abgeplatteten Ectodermzellen des Rückens.

Der Process der Ursegmentbildung geht von dem vordersten Ende der ungegliederten Mesodermstreifen und auf Kosten derselben vor sich. Die Ursegmente entstehen, indem sich die Mesodermstreifen an ihrem Vorderende in hintereinander liegende Zellgruppen zu sondern beginnen; allmälig wird die Abgrenzung der Zellgruppen immer deutlicher und endlich sind sie durch ganz scharfe Linien von einander geschieden. Diese Linien sind das Ergebniss der am vorderen und hinteren Rande des Ursegmentes geradlinigen Anordnung der Zellen. Die Abgrenzung der Ursegmente erfolgt so allmälig, dass es schwierig wäre, an einem Präparate das letzte Ursegment zu bezeichnen.

Die Ursegmente sind kleine, viereckige, mehrschichtige Zellplättchen. Ihre kürzere Seite entspricht der Längsrichtung des Embryonalstreifens; mit der längeren Seite grenzen die benachbarten Ursegmente aneinander (Fig. 19).

Auf den unsegmentirten Keimstreifen folgen also die jüngsten Ursegmente, und je weiter man die Ursegmente nach vorne verfolgt, desto weiter findet man dieselben in der Entwicklung vorgeschritten. Bald nachdem sich die Ursegmente scharf von einander abgegrenzt haben, beginnt die Bildung der Leibeshöhle. Die unterste, dem Entoderm anliegende Schichte beginnt sich als Darmfaserplatte von der übrigen Zellenmasse des Ursegmentes abzuheben. Der entstehende Spaltraum ist die segmentale Leibeshöhle. Die Darmfaserplatte besteht aus einer einfachen Lage ziemlich platter Zellen. Die segmentweise auftretende Leibeshöhle nimmt immer mehr an Ausdehnung zu, so dass die Leibeshöhlen der einzelnen Segmente nur durch dünne Scheidewände, die Dissepimente, getrennt bleiben. Die Dissepimente bestehen aus zwei Zellenlagen, von denen eine dem vorderen, die andere dem hinteren Segmente angehört, die ursprüngliche Ursegmentgrenze geht in die Grenze der zwei Zellenlagen des Dissepimentes über.

Bei Betrachtung jüngerer Segmente fallen ausser den Dissepimenten noch andere unregelmässige Zellengruppen des Mesoderms ins Auge. Es sind dies Verdickungen der Hautmuskelplatte. Wir können sehen, wie diese Zellenanhäufungen des Mesoderms in den vorderen Segmenten sich immer bestimmter gruppiren und endlich die wohl abgegrenzten Anlagen der Segmentalorgane und Borstensäckchen bilden (Fig. 16 u. 17).

Wir wollen die Entwicklungsgeschichte dieser Organe einer genaueren Betrachtung unterziehen.

Die Segmentalorgane entwickeln sich aus Zellgruppen der

Hautmuskelplatte, welche unmittelbar unter dem Ectoderm liegen und von der Leibeshöhle durch endothelartige Zellen der Hautmuskelplatte getrennt sind. Sobald in den Segmenten die Leibeshöhle deutlich zu werden beginnt, bilden sich schon die ersten Längsmuskelfasern, und zwar gehören dieselben, wie die weitere Entwicklung zeigt, dem ventralen Längsmuskelfelde an. Nach aussen von diesen Muskelfasern liegt die Linie, in welcher die Segmentalorgane (und auch die ventralen Borstenreihen) entstehen. Anfangs lassen sich die Mesodermverdickungen, welchen die Segmentalorgane ihren Ursprung verdanken, wenn auch nicht scharf abgegrenzt, so doch deutlich längs dieser Linie (der Seitenlinie) als continuirliches Gebilde durch eine Reihe von Segmenten verfolgen (Fig. 17). In den weiter nach vorne liegenden Segmenten finden wir schon den Beginn der Abgrenzung der einzelnen Segmentalorgane. Wir sehen nämlich in dieser Region des Embryo in jedem Segmente dicht vor dem hinteren Dissepimente eine grössere Mesodermzelle in der Hautmuskelplatte liegen; diese bezeichnet das Vorderende eines Segmentalorganes (Fig. 20). Eine Zellenreihe, welche sich nach rückwärts an dieselbe anschliesst und sich in das nachfolgende (hintere) Segment erstreckt, ist zuerst lose angeordnet und nach hinten gegen die benachbarten Mesodermverdickungen, welche die ventralen Borstensäcke zu bilden bestimmt sind, nicht scharf abgegrenzt. In den Segmenten, die weiter nach vorne liegen, sehen wir die einfache Zellreihe durch inniges Aneinanderlegen der einzelnen Zellen einen cylindrischen Zellstrang bilden, die Anlage des Segmentalorganes. Dieser Zellstrang verläuft aber nicht in einer geraden Linie, er ist in S-förmiger Krümmung gebogen. Das Vorderende des Zellstranges mit der grossen Zelle liegt im nächst vorderen Segmente, das Hinterende etwa in der Mitte des Segmentes, welchem das Segmentalorgan zugehört (oder eigentlich zugezählt wird). Das ganze Gebilde liegt unmittelbar unter dem Ectoderm; bei noch tieferer Einstellung sieht man die Dissepimente und die die Leibeshöhle epithelartig auskleidenden Mesodermzellen.

Weiterhin geht dieser Zellenstrang Veränderungen ein, welche erstens seine Form, zweitens seine zellige Zusammensetzung und drittens seine Lagerung betreffen. In Bezug auf die Form ist zu erwähnen, dass sich die vordere Krümmung des S allmälig streckt, und am Hinterende noch ein ebenfalls gerades Endstück sich absetzt. Die Segmentalorgananlage besteht sodann aus 3 Stücken, einem Anfängsstücke, welches in das nächstvordere Segment sich

erstreckt, einem schlingenförmigen Mittelstücke und einem wieder gerade verlaufenden Endstücke. Die Schlinge biegt sich nach aussen (gegen den Rücken) zu. Die grosse vordere Zelle geht durch mehrfache Theilung in kleinere Zellen auf, aber auch die anderen Zellen zerfallen in kleinere Elemente, die sich um die centrale Achse des Zellstranges anordnen. Während dieser Entwicklungsvorgänge geht zugleich eine Lageveränderung der Segmentalorgananlage vor sich. Das schlingenförmige Mittelstück beginnt, und zwar zuerst mit der Umbiegungsstelle, in die Leibeshöhle vorzurücken (Fig. 20). Es nimmt dabei einen Peritonealüberzug mit, welcher beide Schenkel der Schlinge gemeinschaftlich überzieht. In den weiteren Stadien, wo die Segmentalorgane in der Leibeshöhle gelegen sind, finden wir demnach immer einen Peritonealüberzug an denselben. Der schlingenförmige Theil des Segmentalorgans dreht sich allmählich um 90 Grade derart, dass bei Ansicht von der Bauchseite der eine Schenkel, und zwar derjenige, welcher an das Anfangsstück des Segmentalorgans sich anschliesst, den andern Schenkel bedeckt (Fig. 21). Alsbald entsteht in dem Segmentalorgane ein deutliches, scharf begrenztes Lumen, in welchem am lebenden Objecte eine lebhafte Flimmerbewegung wahrzunehmen ist. Das Lumen setzt sich durch eine feine Oeffnung im Ectoderm bis nach aussen fort. Ueber die Entstehung der inneren Trichteröffnung bin ich zu keinem sicheren Resultate gekommen.

Im Gegensatz zur Darstellung Kowalewsky's, welcher die Segmentalorgane in der Leibeshöhle von den Dissepimenten aus entstehen und erst secundär mit der Haut in Verbindung treten lässt, sehen wir also, dass die Segmentalorgane dicht unterhalb des Ectoderms entstehen und erst secundär in die Leibeshöhle rücken, dass sie ferner von Anfang an vom vorderen Segmente bis gegen die Mitte des Segmentes reichen, welchem sie angehören; sie erstrecken sich schon in der ersten Anlage bis zur späteren Ausmündungsstelle hin. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass Kowalewsky das schlingenförmig gebogene Organ für einen einfachen blind endigenden Canal gehalten hat.

Die Segmentalorgane entstehen in allen Rumpfsegmenten mit Ausnahme des ersten. Doch auch im ersten Rumpfsegmente findet man (Fig. 16 und 17) genau an der Stelle des Segmentalorganes eine Mesodermanhäufung, die erst in späteren Stadien verschwindet; ich deute dieselbe als Rudiment des ersten Segmentalorganes.

Gleichzeitig mit den Segmentalorganen bilden sich die Borstensäckchen durch schärfere Abgrenzung aus den Mesodermverdickun-

gen der Hautmuskelplatte; auch diese rücken in die Leibeshöhle und erhalten dabei einen Peritonealüberzug. Die Borsten entstehen schon sehr frühe (in Stadien, die wenig älter sind, als das in Fig. 17 abgebildete) in den Borstensäckchen. Sie kommen alsbald, indem sie in die Länge wachsen, zum Durchbruche, und es bahnt sich von den 3 Borsten, die in jedem Säckchen zuerst auftreten, jede ihren besondern Weg durch das Ectoderm. Die Borsten sind Mesodermgebilde und sind demnach als innere Skelettbildungen zu betrachten. Ich bin in dieser Ansicht durch wiederholte Prüfung meiner Präparate immer mehr bestärkt worden; ich will über diesen Punkt ein anderes Mal noch genauer berichten.

Ich will hier noch erwähnen, dass schon im Stadium der Fig. 17, wo der Embryonalstreifen noch eine verhältnissmässig schmale Zone einnimmt, sich schon ein weitmaschiges Netz von sehr feinen, äusserst langen, aber doch einzelligen Muskelfasern an der ganzen Rückenfläche gebildet hat; dasselbe ist aus Mesodermzellen entstanden, welche vom äusseren Rande des Embryonalstreifens als Wanderzellen gegen den Rücken hin sich ausbreiteten. Man kann leicht alle Uebergangsstadien der Bildung dieser Muskelfäden beobachten.

Auf die weitere Entwicklung von Criodrilus will ich hier nicht näher eingehen. Der Uebergang des Körpers zur cylindrischen Form geht ganz ähnlich vor sich, wie dies von Kowalewsky für Lumbricus beschrieben wurde. Beim Uebergang in die cylindrische Form wird der Durchmesser des Querschnittes ein viel kleinerer, indem sich die ausgedehnte Rückenhaut bedeutend zusammenzieht.

Die kreisförmige adorale Flimmerrinne wird erst sehr spät, lange nach Ausbildung der Blutgefässe, rückgebildet.

B. Ueber Entwicklungsgeschichte von Polygordius.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen betreffen die Entwicklungsvorgänge, die an der pelagisch lebenden Larve von Polygordius vor sich gehen.

Die Metamorphose der Polygordiuslarve ist in Bezug auf die wesentlichsten äusseren Verhältnisse durch Schneider bekannt geworden. Er war es, der die Zugehörigkeit der schon früher beschriebenen Larven zu dem von ihm entdeckten Polygordius sichergestellt und die früheren unrichtigen Vermuthungen zurückgewiesen hat. Ich will seine eigenen Worte anführen: „Die Larve von Polygordius ist schon längst bekannt, es ist die

berühmte Lovén'sche [1]) Annelidenlarve, über deren Schicksal so viele Vermuthungen aufgestellt worden sind. Wie Lovén selbst, so haben auch die späteren vermuthet, dass ein borstentragender Ringelwurm daraus hervorgehen müsse. In neuester Zeit nur hat Alex. Agassiz [2]) eine mit der Lovén'schen nahe verwandte Larve beschrieben, die sich zu einer Turbellarie entwickeln soll. Alle diese Vermuthungen mussten die Wahrheit verfehlen, da eben der erwachsene Polygordius vollkommen unbekannt war." [3]) Ich schliesse mich der Ansicht Schneider's vollkommen an, und nachdem ich die Polygordiuslarven aus eigener Anschauung kennen gelernt habe, halte ich es für sicher, dass sowohl Lovén, als auch Alex. Agassiz diese Larve in Händen gehabt haben.

Ich habe die Entwicklungsgeschichte des Polygordius von der ungegliederten Larve bis zu jenem Stadium, welches die wesentlichen Charaktere des entwickelten Thieres trägt, verfolgt, und namentlich auch die Entwicklung der inneren Organisation berücksichtigt. Der Uebersichtlichkeit halber theile ich die Metamorphose in 6 Entwicklungsperioden ein.

Erste Entwicklungsperiode.

Als erste Entwicklungsperiode fasse ich die ungegliederten Stadien der Larve zusammen. Das ungegliederte Stadium, welches den Ausgangspunkt der ganzen Untersuchung bildet, wollen wir einer eingehenderen Betrachtung unterziehen.

Die kleine durchsichtige, pelagisch lebende Larve (Fig. 22) ist von rundlicher Gestalt; der äquatoriale Durchmesser ist etwas bedeutender, als der vom oberen zum unteren Pole gezogene. Die obere Hälfte der Larve ist sanft abgeflacht; das unterste Ende ist schwach kegelförmig ausgezogen. In der äquatorialen Zone sind zwei parallel verlaufende Wimperkränze gelegen, ein mächtiger präoraler und ein zarter postoraler. Zwischen den beiden Wimperkränzen liegt auf der vorderen (der Bauch-) Seite die Mundöffnung; dieselbe führt in einen kurzen Oesophagus, dieser wieder in einen weiten, kugelförmigen Mitteldarm, der sich nach unten in einen kurzen, trichterförmigen Enddarm fortsetzt; dieser mündet in der am unteren Pole gelegenen Afteröffnung nach aussen.

---

[1]) S. Lovén, Beobachtungen über die Metamorphose von Anneliden. Wiegmann's Arch. 1842, pag. 302. (Uebersetzt aus den K. Vetenkamps Academiens Handlingar 1840.)

[2]) Annals Lyceum. Nat. hist. of New-York. Vol. VIII. June 1866, pag. 303.

[3]) A. Schneider: Ueber Bau und Entwicklung von Polygordius. Müller's Arch. 1868.

Am oberen Pole ist die Larve mit zwei symmetrisch gelegenen Augenflecken versehen.

Gehen wir nun genauer auf den Bau der einzelnen Organe der Larve ein. Die Hautschichte der Larve ist nicht überall von derselben Beschaffenheit, sondern zeigt in verschiedenen Regionen des Körpers mannigfache Differenzirungen. Vom morphologischen Standpunkte (der durch die späteren Entwicklungsvorgänge begründet wird) können wir die Regionen folgendermassen unterscheiden. Den grösseren Theil der Larve, und zwar den oberen sphäroidischen Theil bezeichnen wir als Kopf, den kleineren, unteren, kegelförmigen Abschnitt als Rumpf. Demnach werden wir von nun an den Scheitelpol als vorderen, den Afterpol als hinteren Pol bezeichnen. Am Kopfe selbst werden wir drei Regionen nach ihrem verschiedenen Baue unterscheiden: Erstens die vordere Region, welche nach hinten vom präoralen Wimperkranze begrenzt wird; wir werden dieselbe als Scheitelfeld bezeichnen, welches an dem vorderen Pole eine mit den Augenflecken versehene Verdickung die Scheitelplatte trägt; zweitens die mittlere Kopfregion oder die Region der oralen Wimperkränze und drittens die hintere oder postorale Kopfregion.

Die Haut besteht überall aus einer äusserst dünnen Cuticula — nur an der Basis des präoralen Wimperkranzes zeigt sich dieselbe wesentlich verdickt — und aus einer darunter liegenden Zellschichte. Am besten lässt sich die Cuticula durch Maceration mit sehr verdünnter Essigsäure oder Ueberosmiumsäure darstellen (Fig. 46). Den zelligen Bau der unteren Schichte kann man an dem äusserst durchsichtigen und optisch homogenen lebenden Objecte nicht erkennen, wohl aber nach Behandlung desselben mit Reagentien.[1] (Taf. V.) Die Zellschichte besteht in der Rumpfregion aus einer einfachen Lage epithelartig angeordneter, zwar nicht hoher, aber doch beinahe cubischer Zellen, an der Bauchseite sind dieselben ein wenig schmäler und höher als am Rücken; in der Kopfregion aber verhält sich die Zellschichte nicht so gleichmässig, sondern ist zu verschiedenen Organen differenzirt. In dem grössten Theile der Kopfregion, nämlich im Scheitelfelde und in der postoralen Kopf-

[1]) Ich habe zum Zwecke der histiologischen Untersuchung der Larve meist Präparate auf folgende Art angefertigt: Einwirkung von 1% Ueberosmiumsäure (1 bis 2 Minuten), sodann 40%, dann 90% Alkohol, hierauf mit Pikrocarmin gefärbt, dann 40%, 90% absoluter Alkohol, Nelkenöl, Canadabalsam. Die ganze Procedur wird auf dem Objectträger vorgenommen und nimmt kaum mehr als fünf Minuten in Anspruch.



region finden wir unter der Cuticula nur eine sehr dünne Protoplasmaschichte, in welcher in weiten Abständen die stark abgeplatteten Kerne eingebettet sind. Zellgrenzen konnte ich hier bei der angewendeten Präparationsmethode nicht nachweisen. Viel complicirtere Differenzirungen zeigt das Ectoderm in der Region der Wimperkränze und in der augentragenden Scheitelplatte.

Wir wollen uns vorerst der Region der Wimperkränze zuwenden. Es werden hier selbst die Detailverhältnisse unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen, denn wir werden späterhin (im zweiten Theile dieses Aufsatzes) sehen, dass diese Bildungen von grosser Wichtigkeit für die Erkenntniss der Morphologie einer sehr umfangreichen Gruppe von Thieren sind.

Der präorale Wimperkranz besteht aus einer doppelten Reihe von langen Flimmergeisseln [1]), welche einem ringförmigen, stark vorspringenden, dunkler pigmentirten Zellwulste eingepflanzt sind. Bei näherer Untersuchung sieht man leicht, dass den zwei Reihen von Geisseln zwei Reihen von Zellen als Geisselträger entsprechen. Diese Zellen sind von sehr regelmässigem Bau und Anordnung. In Fig. 37, wo ein Stück der Wimperkranzregion in der Flächenansicht nach einem gefärbten Präparate abgebildet ist, sehen wir, dass die scharf viereckigen Zellen eine regelmässige Doppelreihe bilden; die Zahl und Grösse der Zellen in der oberen Reihe stimmt vollkommen mit der der unteren, ja sogar die queren Zellgrenzen stimmen genau überein. Jede der länglich viereckigen Zellen trägt eine Anzahl reihenweise angeordneter Geisseln, ein Bruchstück der Geisselreihe. Die einzelnen Zellen haben eine sehr regelmässige, rechtwinklig prismatische, scharfkantige Form. Sie besitzen ein dunkles, grobkörniges Protoplasma und einen kugeligen Kern mit Kernkörper (Fig. 39). An ihrer Oberfläche sind diese Zellen mit einer sehr dicken, homogenen Cuticula versehen, welche von einer Reihe von Porencanälen durchsetzt ist, in welche die Geisselreihe eingepflanzt ist. Die Porencanäle zeigen in der Mitte ihres Verlaufes eine kleine, scharf ausgeprägte Anschwellung, deren Inhalt mit Carmin stärker tingirbar ist, als die übrigen Theile der Geissel. Am vorderen Rande ist diese doppelte Zellreihe der Geisselträger von einer Zellenmasse begleitet, die an der Bildung des präoralen Ringwulstes mit theilnimmt. Diese

---

[1]) Der doppelte vordere und einfache hintere Flimmerkranz sind schon von Schneider angegeben worden, l. c. pag. 58.



Zellen, die ebenfalls eine ansehnliche Dicke besitzen, sind unregelmässiger angeordnet; Zellgrenzen konnte ich hier nicht mit Sicherheit unterscheiden; sie besitzen ein dunkles Protoplasma und runde kleinere Zellkerne. Ihre charakteristische histiologische Eigenthümlichkeit besteht darin, dass sie eine grosse Anzahl stark lichtbrechender Kugeln enthalten. Dieselben sind zum Theil wahrscheinlich Fettkugeln; theilweise aber bestehen sie aus einer Substanz, welche durch Carmin tingirbar ist und auch in ihrem optischen Verhalten eine grosse Aehnlichkeit mit Eiweissmassen besitzt, wie solche z. B. in den Entodermzellen der eiweissschluckenden Annelidenembryonen (Lumbricus, Criodrilus, Nephelis) sich finden. Jedenfalls scheint es mir zweifellos zu sein, dass diese Ectodermzellen aufgespeichertes Nahrungsmateriale nach Art von Fettgewebe enthalten. Dasselbe ist wahrscheinlich zur Ernährung der benachbarten Geisselträger bestimmt, welche bei ihrer bedeutenden Function, als beinahe ausschliessliche Bewegungswerkzeuge der Larve einer besonderen Ernährungseinrichtung bedürfen. Auch ein Kranz von gelben Pigmentflecken, die aus kleineren gruppenweise vereinigten hellgelben Fetttropfen bestehen, gehört dieser Zellmasse an.

Der hintere postorale Wimperkranz besteht aus einer einfachen Reihe viel zarterer Flimmerhaare, die auch einer einfachen Zellreihe angehören. Diese Zellen sind viel niedriger, als die des präoralen Flimmerkranzes; sie haben eine nur schwach verdickte Cuticula, die von einer Porenreihe, zum Durchtritt der Wimperhaare durchbohrt ist.

Der Zwischenraum zwischen dem präoralen und postoralen Wimperkranze hat die Form einer seichten Rinne, die von dünnen platten Zellen gebildet ist. Diese Rinne ist an ihren beiden Rändern mit sehr zarten Flimmerhaaren bedeckt (Fig. 38). Die Bewegung dieser Flimmerhaare führt bauchwärts zur Mundöffnung. In der Umgebung des Mundes sind die Zellen höher, dichter angeordnet und mit kräftigeren Wimperhaaren versehen (Fig. 35).

Während die mächtigen Geisseln des präoralen Wimperkranzes vornehmlich zur Fortbewegung der Larve dienen, scheint der hintere Flimmerkranz und die Flimmerrinne zur Nahrungsaufnahme in näherer Beziehung zu stehen.

Ich muss hier noch eines morphologisch wichtigen Verhältnisses in Betreff der Wimperkränze erwähnen. Die Wimperkränze sind nämlich an ganz jungen Larven nicht vollkommen geschlossen, sondern in der Rückenlinie unterbrochen (Fig. 41).

Hier gehen dieselben jederseits in einen Wulst von indifferenten Zellen über. Man kann sich überzeugen, dass von diesem Zellenwulste aus das Wachsthum der Flimmerapparate erfolgt. Man sieht von hier aus sämmtliche Zellreihen sich differenziren; namentlich an den Zellen des präoralen Wimperkranzes kann man gut beobachten, wie sie hier kleiner und kürzer (in Bezug auf ihre in der Längsrichtung des Wimperkranzes gelegene Dimension), gegen die Bauchseite zu immer länger werden. Nachdem sich die Wimperkränze durch Vereinigung geschlossen haben, gleicht sich die Grösse der Zellen durch Wachsthum der jüngeren Zellen des Rückens wieder aus.

Die augentragende Scheitelplatte ist die Anlage des vorderen Kopfganglions (oberes Schlundganglion). Trotzdem sie von dem Stadium an, welches wir hier betrachten, noch eine bedeutende Weiterentwicklung durchzumachen hat, ist dennoch nicht daran zu zweifeln, dass die Scheitelplatte schon in diesem Stadium als centrales Nervensystem der Larve fungirt.

Die Scheitelplatte ist hier eine querovale Ectodermverdickung, die aus kleinen Zellen, mit rundlichen oder etwas eckigen Kernen und feinkörnigem Protoplasma, besteht, die in der mittleren Region der Scheitelplatte in mehrfacher, gegen den Rand zu in einfacher Schichte angeordnet sind. In der untern der Bauchseite angehörenden Hälfte der Scheitelplatte zeigt sich eine hellere, umschriebene Stelle (Fig. 36), die bei genauerer histologischer Untersuchung sich als jene charakteristische, helle, mit Carmin wenig tingirbare Nervenfasersubstanz erweist, die in den Nervencentren der Wirbellosen öfters als „Leydig'sche Punktsubstanz" bezeichnet wird. Der Scheitelplatte eingelagert finden wir die zwei mit lichtbrechenden Körpern versehenen Augenflecken. Die Pigmentflecken bestehen aus dunklen, schwarzbraunen Pigmentkörnchen, die in dünner, einfacher Schichte die innere Hälfte der Oberfläche der kugelförmigen, lichtbrechenden Körper bedecken (Fig. 55). Wegen der ihn umgebenden dunkeln Pigmentkörnchen ist es schwierig den lichtbrechenden Körper genauer zu untersuchen. Doch scheint es mir nach Untersuchung einiger günstigerer Präparate, dass er aus hellen, prismatischen, mit kleinen blassen Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt sei. Ich kann nicht entscheiden, ob die Pigmentkörnchen den Zellen des lichtbrechenden Körpers oder den umgebenden Zellen der Scheitelplatte angehören.

Die Bedeutung der Scheitelplatte als centrales Nervensystem wird dadurch unzweifelhaft sichergestellt, dass ein vielverzweigtes



peripherisches Nervensystem von derselben seinen Ursprung nimmt (Fig. 51). Das periphere Nervensystem liegt in seinem ganzen Verlaufe — vom Ursprung an der Scheitelplatte bis zu den feinsten Verzweigungen hin — dem Ectoderm überall dicht an. Von der Scheitelplatte gehen 6 Nervenstämme aus, von denen, wie es der symmetrische Bau der Larve fordert, 3 der rechten und 3 der linken Körperseite angehören. Der mächtigste der 3 Nervenstämme geht von der seitlichen Begrenznng der Scheitelplatte aus, und lässt sich am Scheitelfelde in geradlinigem Verlaufe bis zum präoralen Wimperkranze hin verfolgen. Dieser Nerv besteht aus einer einfachen, sehr zart contourirten Faser, in deren Verlauf 4 grosse Ganglienzellen eingelagert sind, am Wimperkranze endet sie mit einer 5ten Anschwellung, die von einigen kleineren Zellen gebildet ist. Von den 4 eingeschalteten Ganglienzellen nehmen ventrale und dorsale Ausläufer ihren Ursprung, die die weitere Verästelung des Nerven vermitteln. Jede dieser 4 Ganglienzellen hat demnach 4 Ausläufer, von denen 2, den Hauptnervenstamm zusammensetzend, die Verbindung der Ganglienzellen untereinander und mit dem Centralnervensystem herstellen, während die 2 anderen, nach der Bauch- und Rückenseite gerichteten Ausläufer die peripherische Verästelung besorgen. Die Ganglienzellen zeigen an den gefärbten Präparaten (Fig. 53) das charakteristische feinkörnige Protoplasma und einen schönen runden Zellkern; eine besondere constante Eigenthümlichkeit desselben sind doppelte Kernkörperchen. Die Ganglienzellen liegen, wie das gesammte peripherische Nervensystem, der Hautschichte unmittelbar an. Die peripherischen Ausläufer der Ganglienzellen verlaufen in sanfter Krümmung parallel dem Seitenrande des Scheitelfeldes und demnach anch parallel zu einander, so dass sie 4 concentrische Bogenlinien bilden. In ihrem Verlaufe geben sie einzelne Nervenfasern ab, die, sich weiter verästelnd, in den Ectodermenzellen des Scheitelfeldes endigen. Gegen die Peripherie des Scheitelfeldes zu lösen sie sich in immer reichere Verästelungen auf; diese bilden zum Theil Anastomosen zwischen den benachbarten Hauptästen, zum grössten Theile aber streben die zahlreichen, feinen Aestchen nach der Peripherie des Scheitelfeldes dem präoralen Wimperkranze zu.

Ausser den zwei Hauptnerven entspringen noch 4 andere viel dünnere Nerven, 2 an der ventralen Peripherie der Scheitelplatte, die ventralwärts, 2 an der dorsalen Peripherie, die dorsalwärts in ziemlich geradlinigem Verlaufe ziehen (Fig. 51), und

sich nur in eine geringere Anzahl von Aestchen auflösen. — Die Zahl der Verästelungen des gesammten peripherichen Nervensystems ist ausserordentlich bedeutend. Schon diejenigen Zweige, die zu den Zellen des Scheitelfeldes ziehen, sind so zahlreich, dass bei der verhältnissmässig geringen Anzahl der Zellen, auf jede Zelle wie mir scheint, eine Nervenendigung entfällt. — Bei stärkeren Vergrösserungen kann man wahrnehmen, dass die Zellen des Scheitelfeldes und auch die der Scheitelplatte mit äusserst dünnen und dabei ziemlich langen, büschelweise über jedem Zellkerne eingepflanzten Flimmerhaaren versehen sind. Diese Büschel bilden auf der Scheitelplatte, wo die Zellen sehr dicht angeordnet sind, einen förmlichen Wald von Flimmerhaaren (Fig. 43), während sie sonst am Scheitelfelde (Fig. 42) in weiten Abständen von einander stehen. Die Flimmerhaare zeigen nur seltene und schwache active Bewegungen und es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass ihre Function eher in einer Sinnesempfindung, als in einer Bewegungsleistung bestehe. — Die feinsten Nervenverästelungen am Scheitelfelde lassen sich bis unter die Insertionsstelle der Flimmerbüschel, also bis in die Gegend der Zellkerne, verfolgen (Fig. 45). — Die weit zahlreicheren gegen den Rand des Scheitelfeldes zustrebenden Nervenverästelungen lassen sich bis gegen den präoralen Wimperkranz hin verfolgen, sie sind der Zahl nach gleichmässig im ganzen Umkreise vertheilt. Es ist kaum zweifelhaft, dass diese Verästelungen zur Innervirung der grossen geisseltragenden Zellen bestimmt sind, die ja das Bewegungsorgan der Larve bilden und auch in ihrer Bewegung der Willkür unterworfen zu sein scheinen. Leider liessen sich die Nervenendigungen nicht direct bis in die Geisselzellen verfolgen, da die Geisselzellen gegen das Scheitelfeld zu von den oben erwähnten, mit Fetttropfen erfüllten Ectodermzellen verdeckt sind, die hier alle feineren Details dem Anblicke entziehen.

Die Hauptstämme des peripherischen Nervensystemes wurden schon von Schneider[1]) (an älteren Larvenstadien) gesehen; da er aber die Verästelungen übersah, hielt er dieselben für Muskelfasern. Er schreibt denselben Contractilität zu und sagt, dass das Scheitelfeld durch dieselben ringförmig eingeschnürt werde. Diese Meinung ist eine irrthümliche. Die Einschnürungen beruhen nicht auf einer Contractilität der Fasern. Wenn nämlich die Scheitelplatte durch die später zu erwähnenden Längsmuskeln etwas ein-

[1]) l. c.

gezogen wird, so erleidet das Scheitelfeld zuweilen Faltungen, die sich oft in ihrem Verlaufe an die Hauptnervenstämme halten, da die letzteren gleichsam rippenartige Verdickungen der dünnen Leibeswand bilden.

In späteren Stadien, wo der Kopf der Larve zu bedeutenderer Grösse heranwächst, werden namentlich die gegen den Wimperkranz zustrebenden Verästelungen und deren Anastomosen noch viel reicher. Auch schieben sich dort neue Ganglienzellen in den Verlauf der Nerven ein (Fig. 52). Nach den Lagerungsverhältnissen ist es am wahrscheinlichsten, dass die Bildung dieser neuen Ganglienzellen von den unmittelbar darüberliegenden Ectodermzellen abzuleiten sei. — Dies sowohl, als auch die ganz innige Anlagerung des gesammten peripherischen Nervensystems an die Hautschichte, lassen mich vermuthen, dass dieses peripherische Nervensystem gerade so wie das centrale (Scheitelplatte) seinem Ursprunge nach auch dem Ectoderm angehöre.

Während ich am Scheitelfelde ein so reich ausgebildetes Nervensystem fand, konnte ich in den übrigen Theilen der Larve keine Spur von Nervenfasern nachweisen.

Ich will nun zur Beschreibung der Mesodermgebilde übergehen. Ich fasse hier eine Anzahl von Bildungen zusammen, deren Deutung als Mesodermgebilde nicht nur durch ihre Lagerung und Beschaffenheit, sondern auch namentlich durch Vergleichung mit den Embryonen der Oligochaeten eine sichere Stütze erhält. Da wir die Mesodermgebilde im Rumpfe in einem wenig differenzirten Zustande antreffen, während sie im Kopfe von einer Anzahl functionirender Organe repräsentirt sind, so wollen wir mit den ersteren beginnen.

Zu beiden Seiten des kegelförmigen Rumpfes, etwas mehr der Bauchseite genähert, zeigen sich zwei schmale verdickte Streifen der Leibeswand. Diese Verdickungen sind dadurch gebildet, dass an jenen Stellen unterhalb des Ectoderms (der Hautschichte) eine zweite, scharf abgegrenzte Schichte gelegen ist — die in zwei Zellstreifen angeordnete Mesodermschichte (Fig. 57 und 58). Diese Mesodermstreifen bestehen in jüngeren Individuen (Fig. 57) aus einer einfachen Zellschichte. Sie sind, namentlich in diesen früheren Stadien, vorne breiter, während sie am Hinterende aus einer einzigen Reihe von Zellen bestehen, welche sich bauchwärts krümmt, um dicht vor dem After mit einer auffallend grossen Mesodermzelle abzuschliessen. Die beiderseitigen zwei

grossen Mesodermzellen liegen dicht vor dem After, wo sie in der Medianebene der Larve mit einander in Berührung stehen.

Die Mesodermstreifen liefern im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Ursegmente, aus welchen sich sodann alle Mesodermgebilde der Rumpfsegmente entwickeln. Die Uebereinstimmung dieser Mesodermstreifen mit denen der Oligochaeten ist augenfällig. Es ist auch sehr wahrscheinlich, dass die am Hinterende der Mesodermstreifen in der Medianlinie aneinanderliegenden, grossen Mesodermzellen, die Urzellen des Mesoderms repräsentiren, von welchen wie bei den Oligochaeten [1]) (und auch bei Unio [2]) und Pedicellina [3]) das gesammte Mesoderm seinen Ursprung nahm.

Die Mesodermstreifen stehen ausschliesslich mit dem Ectoderm in Contact, von dem Darmcanale sind sie durch die geräumige Leibeshöhle der Larve getrennt. (Vergl. Fig. 82 und 83.)

In älteren Stadien (Fig. 58) der noch ungegliederten Larve haben die Urzellen ihren Contact in der Medianebene verloren, die Mesodermstreifen sind an ihrem Hinterende nicht mehr so stark verschmälert; in ihrem vordersten Abschnitte bestehen sie nicht mehr aus einer einfachen, sondern aus einer doppelten Zellenlage.

Ausser den Mesodermstreifen finden wir noch einige differenzirte, functionirende Mesodermzellen im Rumpfe; es sind dies einige zarte Muskelfäden, die zwischen Hinterdarm und Leibeswand ausgespannt sind.

Von den Mesodermgebilden des Kopfes fällt vor Allem jederseits ein grosser, starker Muskelfaden auf, der vom Vorderende des Mesodermstreifens frei durch die Leibeshöhle zur Scheitelplatte hinzieht, an welcher er, dicht unter dem Augenflecke seine Insertion findet. Dieser Muskel besitzt die Form eines cylindrischen Fadens. An seiner Insertionsstelle ist er etwas verbreitert; bei starker Vergrösserung kann man an diesem Muskelfaden eine stärker lichtbrechende, und, wie es scheint, consistentere Rindenschichte und eine innere Marksubstanz unterscheiden. Bei sehr starken Contractionen des Muskels legt sich die Rindenschichte in feine Querrunzeln, so dass man bei schwacher Vergrösserung einen quergestreiften Muskel zu sehen glaubt. Der Muskelfaden

[1]) Kowalewsky, Embryolog. Studien.

[2]) Rabl. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel, Jen. Zeitschr. f. Naturw., X. Bd., 3. Hft. 1876.

[3]) B. Hatschek. Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina ehinata, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, pag. 502. 1877.

besteht aus einer einzigen Zelle; den Zellkern findet man in seiner Anschwellung, mit welcher er an der Scheitelplatte sich inserirt. — Ausser diesem Muskelfaden inserirt sich noch ein zweiter, ebenfalls paarig vorhandener, ventralwärts von demselben an der Scheitelplatte; er erstreckt sich frei durch die Leibeshöhle zum Oesophagus hin, an welchem er seine zweite Insertion findet. Er hat eine ähnliche Structur, wie der erstere, ist aber bedeutend dünner. Der Effect, den diese Muskelfäden bei ihrer Contraction üben, besteht hauptsächlich darin, dass sie die Scheitelplatte trichterförmig nach innen ziehen; dies erfolgt gewöhnlich bei Erschütterung oder sonstiger Insultirung der Larve. Der Längsmuskel, der im schlaffen Zustande sich lose zu beiden Seiten des kugeligen Darmes krümmt, schnürt diesen, indem er bei seiner Contraction geradelinig wird, in der Mitte ein. Lovén[1]), der die Larven in diesem Zustande sah, beschrieb 2 Magenkammern.

Wir finden noch andere Muskeln von abweichendem Baue im Kopfe vor. Erstens eine paarig vorhandene grosse Mesodermzelle in der Rückenhälfte des Kopfes; diese besitzt die Form einer verästelten Bindegewebszelle, sie zeigt in ihrem mittleren, spindelförmig verdickten Theile den Zellkern; von diesem spindelförmigen Theile strahlen zahlreiche dünne, auch verästelte Fortsätze nach vorne und hinten zu und finden ihre Insertion vorne an der Rückengegend des Scheitelfeldes und hinten am Vorderrande der Rumpfwand. Diese Ausläufer der Zelle zeigen eine viel geringere Contractilität als die vorhin beschriebenen Muskelfäden.

Unterhalb des präoralen Ringwulstes finden sich im ganzen Umkreise spindelförmige Mesodermzellen gelagert, die wahrscheinlich befähigt sind, geringe Gestaltveränderungen des Ringwulstes herbeizuführen.

Wir finden im Kopfe ferner noch einige zarte Muskelfäden, die zwischen Oesophagus und benachbarter Leibeswand ausgespannt sind und als Dilatatoren des Oesophagus fungiren; sie inseriren sich am Oesophagus mit einer kleinen Anschwellung, in welcher sich der Zellkern befindet, nach der anderen Seite, an der Leibeswand befestigen sie sich mit einigen zarten Ausläufern. Sie sind symmetrisch zu beiden Seiten angeordnet. (Fig. 34.)

Ausser den hier beschriebenen Muskelzellen habe ich in einigen meiner Skizzen noch einzelne andere verästelte Mesodermzellen gezeichnet, die ebenfalls am Ectoderm ihre Insertion haben.

[1]) l. c.

Wir haben nun noch ein Organ zu erwähnen, welches seiner Entstehung nach wahrscheinlicher Weise ebenfalls dem Mesoderm angehört. Es ist dies ein hohler flimmernder Excretionscanal, der, an dem Längsmuskel des Kopfes angeheftet, in der Leibeshöhle des Kopfes sich befindet Dieser zarte, flimmernde Canal verläuft in der hinteren Hälfte des Kopfes parallel mit dem Längsmuskel, an dessen dorsaler Seite, bis zum hinteren Ende desselben, wo er ihn kreuzt und ventralwärts von dessen Insertionsstelle am vorderen Rande des Rumpfes nach aussen mündet (Fig. 65). Der Excretionscanal steht an seinem vorderen Ende vermittelst eines offenen Trichters mit der Leibeshöhle in directer Verbindung. Der zierliche Trichter ähnelt einer offenen Blumenkrone; er besteht aus einer dünnen Membran, welche durch Längsrippen, ähnlich den Spangen eines Regenschirmes gestützt wird. Der Trichter, der oft — wie die Flimmertrichter der Rotatorien — in zitternder Bewegung ist, ist an seiner inneren Oberfläche mit feinen Wimperhärchen bedeckt; er führt in das etwas erweiterte Anfangsstück des dickwandigen Excretionscanals ein. In dem Lumen des Canales bringt die lebhafte Flimmerung die bekannte Erscheinung einer sich gegen die äussere Mündung fortbewegenden Wellenlinie hervor. Die Wandung des Excretionscanales ist mit feinen Secrettröpfchen erfüllt. An den gefärbten Präparaten (Fig. 49), kann man eine Anzahl von Zellkernen in dem feinkörnigen Protoplasma des Excretionsorgans erkennen. Von den Kernen entfallen etwa 4 auf die Länge des Canals, dem Trichter kommen 1 bis 2 Kerne zu. Wenn man annimmt, dass jeder Kern einer Zelle angehört — es war mir zwar nicht möglich Zellgrenzen zu unterscheiden — so kann man den Trichter aus blos 1 bis 2 Zellen zusammengesetzt auffassen, während der Canal aus etwa 4 hintereinanderliegenden durchbohrten Zellen besteht, wie wir solche nach den Untersuchungen von Claparède[1]), namentlich aus den Segmentalorganen von Lumbricus kennen.

Dieser Excretionscanal geht schon im ungegliederten Stadium eine Weiterentwicklung ein, indem sich an ihm ein dorsaler Querast, längs der vorderen Rumpfgrenze der Leibeswand anliegend, entwickelt, der ebenfalls mit einem Flimmertrichter von demselben Bau, wie der erste, versehen ist. Das gemeinschaftliche Endstück des zweiästigen Excretionsorganes

[1]) Claparède, Histiologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1869.

verläuft dorsoventral in der Richtung des secundären Astes (Fig. 68)[1].

Der Darmcanal der Larve besteht, wie schon erwähnt, aus 3 Abtheilungen, welche in Bau und histologischer Beschaffenheit scharf von einander gesondert sind. Es ist wahrscheinlich, dass nur der Mitteldarm vom Entoderm gebildet ist, Oesophagus und Hinterdarm aber als secundäre Ectodermeinstülpungen entstanden. Der Oesophagus (vergl. Fig. 34) beginnt mit ziemlich weiter, trichterförmiger Mundöffnung und zeigt an seinem hinteren Ende, wo er in den Magen mündet, eine Verengerung seines Lumens durch einen diaphragmaartig vorspringenden Wulst. Die Wandung des Oesophagus besteht aus einem einfachen, mit kräftigen Flimmercilien versehenen Cylinderepithel; an der inneren Mündung sind die Zellen etwas höher und bilden so den diaphragmaartigen Wulst. Die Zellen dieses Wulstes tragen an ihrem gegen die Magenhöhle gerichteten Rande einen Kranz von eigenthümlichen, langen, kräftigen, winkelig gebogenen Wimpern. Diese Wimpern, die an ihrer Insertionsstelle beweglich sind, aber sonst wenig ihre starre Form verändern, bilden eine Art Reussenapparat, der den Nahrungstheilchen den Eintritt in die Magenhöhle gestattet, den Rücktritt in den Oesophagus aber verhindert. Von den am Oesophagus sich inserirenden Muskeln, die bei der Nahrungsaufnahme den Oesophagus erweitern, war schon oben die Rede. — Die Nahrung gelangt nun in den weiten hohlkugelförmigen Magen, in welchem sie von den feinen Wimpern der Entodermzellen rotirend umhergetrieben wird. Die Entodermzellen des Magens zeigen überall eine ziemlich gleichmässsige Dicke, nur in der Region an der Bauchseite, dicht hinter der inneren Oesophagusmündung sind sie etwas höher als in der übrigen Magenwandung. Sie sind im lebenden Thiere von ziemlich stark lichtbrechender Beschaffenheit und enthalten öfters auch noch Tropfen von stärker lichtbrechender Substanz in ihrem Innern. Man kann schon am lebenden Objecte die unregelmässig verlaufenden Zellgrenzen wahr-

[1]) Als ich in den älteren Stadien der ungegliederten Larve den zweiästigen Excretionscanal auffand, tauchte mir die Frage auf, ob ich nicht bei den jüngeren Stadien den queren Ast übersehen hätte; ich konnte aber die jüngeren Stadien nicht wieder zur Untersuchung erhalten. An den conservirten Präparaten liess sich die Frage nicht mit vollkommener Sicherheit entscheiden, doch bestärkte mich die Untersuchung der Präparate in meiner alten Anschauung, die auch der obigen Darstellung zu Grunde gelegt ist. Diese Anschauung wird auch dadurch gestützt, dass sich (wie wir sehen werden) im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Zahl der Flimmertrichter noch weiter vermehrt.

nehmen, wenn auch nicht immer mit derselben Deutlichkeit. Es scheint dies von den verschiedenen Verdauungszuständen abzuhängen. An gefärbten Präparaten gewinnt man einen noch besseren Einblick in die Structur dieser Zellen. Man erkennt dann, dass das Protoplasma der Zellen an der Peripherie derselben dichter angeordnet ist, im Innern aber, von einer helleren Substanz und von zahlreichen kleinen hellen Tröpfchen durchsetzt, ein reticuläres Gefüge besitzt. Der etwas abgeflachte Kern der Entodermzelle liegt an der inneren, dem Darmlumen zugekehrten Peripherie. Die unregelmässigen Zellgrenzen sind manchmal nur schwer wahrzunehmen, in anderen Fällen treten sie wieder mit grösster Deutlichkeit hervor. In diesem Falle scheinen mir aber nicht blosse Zellgrenzen vorzuliegen, sondern die sehr breiten körnchenreichen Contouren scheinen mir durch die Anhäufung des Protoplasmas an den Zellgrenzen bedingt, es sind dies demnach eigentlich nicht die Zellgrenzen, sondern die Protoplasmawände, die hier zur Anschauung kommen.

Diese Entodermzellen bieten uns principiell dieselben Erscheinungen, die wir bei vielen eiweissaufnehmenden Embryonen, (von Lumbricus, Criodrilus, Nephelis, Gastropoden und Heteropoden,) viel schärfer ausgeprägt finden. Fol [1]) deutete hier diese Erscheinungen als Aufspeicherung von eiweissartigen Massen in den Entodermzellen der Embryonen. Wir sehen nun, dass auch bei der freilebenden Larve eine ähnliche, wenn auch nicht so hochgradige Aufspeicherung umgewandelter Nahrungsstoffe in den Entodermzellen stattfindet. Es scheint mir, dass dies auf ursprüngliche Eigenthümlichkeiten des histologischen Baues und der Function zurückzuführen sei, welche dem Entoderm einer uralten gemeinschaftlichen Stammform eigen waren; auch die Verhältnisse des Coelenteraten-Entoderms lassen sich hierauf zurückführen.

Der Mitteldarm besteht allseitig aus einer einfachen Entodermzellschicht, mit Zellen des Mesoderms steht er nirgends in Verbindung (Fig. 34).

Der Hinterdarm besteht aus hohen Cylinderzellen, die lange Wimperhaare tragen; mit diesen zum Theil noch in die Höhle des Mitteldarms hineinragenden Wimpern macht der Hinterdarm den Eindruck eines grossen Wimpertrichters. Meist ist seine

[1]) Fol, H., Études sur le développement des mollusques. Sec. mém. Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Archives de zoologie éxperimental etc. Vol. V.

Wandung etwas gefaltet und sein Lumen unregelmässig spaltförmig verengt. Beim Auswerfen der Nahrungsreste wird der Hinterdarm durch die an seiner Aussenfläche sich inserirenden Muskelfasern ausgedehnt.

Zweite Entwicklungsperiode. (Fig. 23 und 24.)

Die zweite Entwicklungsperiode ist charakterisirt: durch das Auftreten der Ursegmente und durch Ausbreitung des Mesoderms bis zur Bauch- und Rückenlinie des Rumpfes; zu Ende dieser Periode tritt ein zarter Flimmerkranz am hinteren Körperende auf.

In Betreff der Veränderungen der äusseren Form ist ausser dem allgemeinen Wachsthum ein überwiegendes Zunehmen des Rumpfes zu constatiren; seine stumpf kegelförmige Form verwandelt sich durch überwiegendes Längenwachsthum ist eine spitz kegelförmige mit abgestumpftem Afterende. — Bei dieser Längsstreckung der Larve nimmt auch der Mitteldarm eine gestrecktere Form an.

Auch in Bezug auf den inneren Bau betreffen die wesentlichsten Veränderungen den Rumpftheil und wir wollen diese zunächst der Betrachtung unterziehen.

Vor Allem sind es hier die Veränderungen an dem Mesodermstreifen, welche unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken werden. Schon im ungegliederten Stadium begannen die Mesodermstreifen, zuerst an ihrem Vorderende, zweischichtig zu werden; dieser Process schreitet immer weiter nach hinten fort. Die zwei Schichten entsprechen der späteren Hautmuskel- und Darmfaserplatte. — Ferner beginnen die Mesodermstreifen sich zu verbreitern und ihr Wachsthum schreitet hiebei gegen die Bauchseite rascher vor, als gegen die Rückenseite. — Alsbald differenziren sich die Mesodermstreifen von vorne angefangen zu Ursegmenten. Die Ursegmente sind kurze, durch scharfe Contouren von einander abgegrenzte, hintereinanderliegende Abschnitte, in welche die Mesodermstreifen zerfallen (Fig. 59). Die scharfen Contouren sind dadurch bedingt, dass dort die Zellen des Mesoderms längs einer geraden Linie angeordnet sind, während die Zellgrenzen im Innern der Ursegmente unregelmässig verlaufen. In Fig. 60 sehen wir optische Längsschnitte durch die Leibeswand in der Gegend der Ursegmente. Am lebenden Objecte (Fig. 60, B) sehen wir die scharfe Abgrenzung der Ursegmente; wir nehmen auch in jedem Ursegmente eine zarte Contour wahr, die

Grenze zwischen Darmfaser und Hautmuskelplatte. An den gefärbten Präparaten (Fig. 60 A) kann man sich über den zelligen Bau der Ursegmente orientiren; die dickere Hautmuskelplatte besteht gerade so, wie die dünnere Darmfaserplatte aus einer einfachen Zellenlage; durch Einwirkung der Reagentien ist zwischen den beiden Schichten in jedem Ursegmente ein kleiner Hohlraum aufgetreten.

Während sich die Mesodermplatten immer weiter am Rumpfe ausbreiten, schreitet auch die Differenzirung der Ursegmente immer weiter nach hinten fort. Es bleibt aber noch ein unsegmentirter Theil der Mesodermstreifen übrig, an dessen Hinterende noch immer die grossen Mesodermzellen sich finden. — Wir unterscheiden demnach an dem Rumpfe eine Reihe von Ursegmenten, von welchen das vorderste das älteste, das hinterste das jüngste ist; am Hinterende persistirt aber immer noch ein Rest des ungegliederten Mesodermstreifens, der nach vorne zu immer neue Ursegmente differenzirt, während er sich im hinteren Theile durch Wachsthum fortwährend regenerirt.

Die Ausbreitung der Mesodermplatten schreitet rasch fort und zwar gegen die Bauchseite rascher als gegen die Rückenseite. Da die Ursegmentbildung in den beiderseitigen Mesodermstreifen gleichen Schritt hält, und die beiderseitigen Ursegmente auch in ihrem weiteren Wachsthum sich gleichmässig verhalten, so stossen dieselben bei ihrem Zusammentreffen auf der Bauchseite genau zusammen und verwachsen hier mit einander.

Es ist zu erwähnen, dass die Ursegmente nicht in ihrer ganzen Ausdehnung zweischichtig sind, sondern sich sowohl ventralwärts als dorsalwärts zu einer einfachen, dünneren Schichte verflachen. Bei der Verwachsung in der Bauchlinie ist demnach das Mesoderm dort nur einschichtig. Noch mehr ist das Mesoderm in der gegen den Rücken vorwachsenden Partie abgeflacht. Es besteht dort aus einer einfachen Schichte sehr abgeplatteter Zellen; die Grenzen der Ursegmente sind in dieser dünnen Schichte nicht zu verfolgen, sie reichen also nicht bis zur Rückenlinie hin. Der zweischichtige Theil der Ursegmente, in welchem sich die spaltförmige Segmenthöhle zu bilden beginnt, ist nur auf eine schmale Region beschränkt, die nicht bis zur Bauchlinie reicht und nur ein wenig auf die Rückenfläche übergreift.

Schon während der Bildung der Ursegmente beginnt das Ectoderm an der Bauchseite des Rumpfes sich zu verdicken; diese Verdickung macht während der Ausbreitung der Mesodermplatten

sowohl in ihrer Mächtigkeit als auch in ihrer Ausdehnung gegen das Hinterende zu, stete Fortschritte. Wir werden auf diese Bildung späterhin, bei Schilderung der Querschnitte genauer eingehen.

Im Kopftheile der Larve sind in dieser Entwicklungsperiode nur geringfügige Veränderungen vor sich gegangen.

Die Scheitelplatte hat sich unter Vermehrung ihrer Zellen etwas verdickt und bildet einen schwach vorspringenden Wulst.

Am wesentlichsten sind noch die Entwicklungsvorgänge am Excretionsorgane, an dessen Leistungsfähigkeit durch die Vergrösserung des Gesammtorganismus erhöhte Anforderungen gestellt sind. Das Excretionsorgan, oder, wie wir dasselbe kurzweg nennen wollen, die Kopfniere, hat nicht nur an Grösse zugenommen, sondern es ist an derselben auch eine Vermehrung der Wimpertrichter eingetreten. Die neuen Trichter entstehen dicht neben den alten, wie es scheint durch Theilung derselben, vielleicht auch manchmal durch Neubildung. [1]) Man findet im extremsten Falle die Trichter des vorderen Astes auf 2, die des hinteren auf 3 vermehrt, also 5 Trichter an der Kopfniere jeder Körperseite, welches Verhältniss in noch älteren Entwicklungsperioden der Larve das constante ist. In anderen Fällen finden sich vorne 2 und hinten 2, oder vorne 1 und hinten 2 oder 3 Trichter. Das Verhältniss kann selbst in der rechten und linken Seite verschieden sein. — In den ältesten Stadien dieser Entwicklungsperiode beginnen noch andere Veränderungen am Excretionsapparate aufzutreten, die eigentlich den Rumpf der Larve betreffen, da sie die Bildung der Segmentalorgane einleiten. Ich werde diese Entwicklungsvorgänge im Anschlusse an die nächste Entwicklungsperiode besprechen.

Dritte Entwicklungsperiode. (Fig. 25 und 26.)

In dieser Entwicklungsperiode kommen die wesentlichen Organanlagen des Rumpfes zur Differenzirung.

Aeusserlich ist diese Periode charakterisirt: Durch die Umwandlung des Rumpfes von der kegelförmigen zu beinahe cylindrischer Form, unter gleichzeitiger steter Längenzunahme desselben;

[1]) Die meisten, von mir beobachteten Verhältnisse lassen mich einen Theilungsprocess der Trichter vermuthen; einzelne Bilder — wie z. B. in Fig. 70, wo in einer noch geschlossenen Trichteranlage eine selbstständige flimmernde Vacuole beobachtet wurde — möchten für Neubildung sprechen.



und durch Auftreten zweier warzenförmiger Erhebungen an der Scheitelplatte, welche die Anlage der Tentakeln bilden.

Wir wollen wieder die Bildungsvorgänge am Rumpfe zuerst der Betrachtung unterziehen.

Wie schon erwähnt, wächst der Rumpf, unter gleichzeitig fortdauernder Neubildung von Segmenten, in die Länge und nimmt unter Verbreiterung des Hinterendes allmählich eine mehr cylindrische Gestalt an.

Die Umwachsung des Mesoderm's wird insofern eine vollkommenere, als die Mesodermschichte auch am Rücken sich allmälig verdickt und auch die Grenzen der Mesodermsegmente bis dahin vorrücken. Die Segmenthöhlen sind im Stadium der Fig. 25 noch immer zum grössten Theile auf die Bauchseite beschränkt, ohne aber die Bauchlinie zu erreichen. Hier, in der Gegend der Segmenthöhlen, sind die Dissepimente in's Auge fallend, während gegen die Rückenfläche zu nur die Ursegmentgrenzen zu sehen sind.

Im Stadium der Fig. 26 haben sich die Segmenthöhlen schon weiter gegen den Rücken hin ausgebreitet, erreichen aber auch jetzt noch weder Rücken- noch Bauchlinie. Zu beiden Seiten der Bauchlinie zeigt die Hautmuskelplatte starke Verdickungen. Den Bau dieser Verdickungen kann man nur auf Querschnitten genauer erkennen; wir wollen hierauf später zurückkommen.

Wir wollen uns jetzt anderen wichtigen Entwicklungsvorgängen zuwenden, welche am lebenden Objecte zu beobachten sind: der Entwicklung der Segmentalorgane. — Wie schon nach den allgemeinen Entwicklungsverhältnissen des Rumpfes vorauszusetzen ist, entstehen die Segmentalorgane zuerst in den vordersten, ältesten Segmenten und allmälig in den hinteren jüngeren Segmenten. Schon in den letzten Stadien der zweiten Entwicklungsperiode beginnt in dem vordersten Rumpfsegmente die Entwicklung des ersten Segmentalorganes. Wir sehen in solchen Stadien, wo die Segmenthöhlen in den vordersten Segmenten in Form von engen Spalten aufgetreten sind, von der Kopfniere aus, und zwar von jener Stelle, wo sich die beiden Aeste derselben vereinigen, einen feinen, flimmernden Canal nach hinten in die Hautmuskelplatte des ersten Segmentes sich erstrecken, in schwach gegen den Rücken zu gekrümmter Biegung bis nahe an das Hinterende des Segmentes verlaufen und dort blind endigen. (Fig. 70.) Das sehr enge Canälchen ist nur durch die zarte Flimmerbewegung wahrnehmbar, die in seinem Innern von der Kopfniere aus gegen das

blinde Ende zu verläuft. Es lässt sich keine distincte, gegen das übrige Mesoderm abgegrenzte Wandung des Canälchens erkennen. — In ganz ähnlichen Larvenstadien findet man schon weitere Entwicklungszustände dieser ersten Segmentalorgan-Anlage. Zu dem Canälchen, das noch mit der Kopfniere in offener Verbindung steht, ist eine neue Bildung hinzugetreten, ein Flimmertrichter, der dasselbe mit der Leibeshöhle des Kopfes in directe Verbindung setzt; ferner ist das blinde Ende durch eine Oeffnung im darüberliegenden Ectoderm nach Aussen durchgebrochen. Zugleich beginnt sich die Wandung des Canälchens durch Veränderung ihrer Structur von dem übrigen Mesoderm abzugrenzen. (Fig. 71.)

Der Entstehungsort dieses ersten und auch der nachfolgenden Segmentalorgane entspricht der Seitenlinie des entwickelten Polygordius, in welcher auch die äusseren Mündungen der Segmentalorgane liegen. — In weiteren Stadien sehen wir, dass die Communication des ersten Segmentalorganes mit der Kopfniere aufgehört hat. (Fig. 72.) Gleichzeitig sehen wir von diesem Segmentalorgane des ersten Rumpfsegmentes die Bildung des nächstfolgenden ausgehen. Von dem hinteren Ende des ersten Segmentalorganes, dicht vor seiner äusseren Mündung geht ein zweiter Canal aus, der, in der Hautmuskelplatte verlaufend, bis nahe an das Hinterende des zweiten Segmentes vordringt und dort blind endet. Das zweite Segmentalorgan ist demnach durch weiteres Vordringen des ursprünglichen Canälchens entstanden.

Nach demselben Principe geht die weitere Entwicklung der Segmentalorgane vor sich. In einer Larve von ungefähr demselben Stadium, wie die in Fig. 25 abgebildete, sehen wir (Fig. 73) auch das zweite und dritte Segmentalorgan selbstständig nach aussen münden, vom dritten aus aber verläuft ein geschlängelter Flimmercanal continuirlich durch 6 weitere Segmente. Die Segmentalgänge entstehen sodann durch Zerfall dieses einfachen, die Segmente continuirlich durchsetzenden Flimmercanals. In Fig. 74 sehen wir die Anlage der Segmentalorgane der vordersten Rumpfsegmente schon weiter entwickelt, jedes mit seiner besonderen äusseren Mündung. Nur das Segmentalorgan des ersten Rumpfsegmentes besitzt, wie schon erwähnt, einen wohlausgebildeten Flimmertrichter, an den nächstfolgenden ist noch nichts von einem Trichter zu sehen. Es schliesst sich jedes Segmentalorgan noch dicht an das nächst vordere an, wenn auch ein directer Zusammenhang des Lumens nicht mehr stattfindet. — An ihrem hinteren Ende sind die Segmentalgänge scharf gegen den Rücken zu

gekrümmt. — Das vorderste Segmentalorgan zeichnet sich durch lebhaftere Flimmerung und durch deutlich abgegrenzte Wandung aus; an den nachfolgenden kann man eine gegen die übrigen Mesodermelemente abgegrenzte Wandung kaum unterscheiden.

Von solcher Ausbildung zeigten sich die Segmentalorgane bis in das hintere Viertel des Rumpfes, an das letzte derselben schloss sich ein flimmender Canal an, der sich continuirlich durch zwei weitere Segmente erstreckte und dann blind endigte. In den hinteren Segmenten geht demnach die Weiterbildung der Segmentalorgane auf gleiche Weise vor sich wie früher in den vorderen.

In weiteren Stadien, die zwischen dem Stadium der Fig. 29 und 30 stehen, haben sich die Segmentalorgane vollkommen von einander isolirt und sind mit Wimpertrichtern versehen, welche sich in die segmentalen Höhlen öffnen. (Fig. 75.) Diese Trichter weichen in ihrer Form von dem des ersten Segmentalorganes ab, sie sind einfache, kolbige, mit einer trichterförmigen Erweiterung in die Segmentalhöhlen mündende Anschwellungen der Segmentalgänge. Ihre Entstehung konnte ich nicht beobachten. Sicher ist, dass sie — sowie der Trichter des ersten Segmentalorganes — secundär, später als die Segmentalgänge entstehen.

Die Verdickung des Ectoderms an der Bauchseite des Rumpfes nimmt auch in den Stadien der dritten Entwicklungsperiode noch wesentlich zu. Sie bildet die Anlage des Bauchstranges, welcher das Centralnervensystem des Rumpfes repräsentirt. Wir werden den Bau und die Entwicklung des Bauchstranges erst bei Betrachtung der Querschnitte genauer kennen lernen.

Im Kopfsegmente gehen während dieser für die Entwicklung des Rumpfes so bedeutungsvollen Periode nur sehr unbedeutende Veränderungen vor sich. — Die Kopfnieren behalten, nachdem sich ihre 5 Trichter entwickelt haben, ihre Ausbildung bei. — Eine Anzahl verästelter Mesodermzellen, die sich wahrscheinlich vom vorderen Rande des ersten Ursegmentes loslösten, beginnt sich an der Hautschichte des Kopfes auszubreiten. — Die wichtigsten Neubildungen am Kopfe sind zwei neu auftretende Sinnesorgane. Schon im Stadium der Fig. 25 beginnt sich in der Mitte der Scheitelplatte jederseits der Mittellinie innerhalb einer seichten Vertiefung eine warzenförmige Erhebung zu bilden, welche mit feinen starren Sinneshärchen besetzt ist. Diese soliden Wärzchen, die dem Centralnervensystem unmittelbar aufsitzen, sind die Anlagen der Antennen. — Bald darauf im Stadium der

Fig. 26 erscheint zu beiden Seiten der Scheitelplatte, etwas nach dem Rücken zu, je eine Flimmergrube von länglicher, spindelförmiger Gestalt. Es sind einfache Vertiefungen der etwas verdickten Hautschichte, welche mit kurzen, aber starken und äusserst beweglichen Flimmerhaaren versehen sind. (Fig. 54.) Man kann zu den Flimmergruben je einen Nerven verfolgen, der gemeinschaftlich mit dem dorsalen Nerven des Scheitelfeldes von einer an der dorsalen Peripherie der Scheitelplatte gelegenen Ganglienzelle seinen Ursprung nimmt und sich bis zu dem dorsalen spitzen Winkel der Flimmergrube verfolgen lässt. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass die Flimmergruben als Sinnesorgane (Geruchsorgane) fungiren.

Vierte Entwicklungsperiode. (Fig. 27—29.)

Die vierte Entwicklungsperiode ist dadurch charakterisirt, dass die Kopfblase hier den Gipfelpunkt ihres Wachsthums erreicht und der Rumpf eine wurmförmige Gestalt annimmt.

Die Organe des Rumpfes waren schon in den zuletzt beschriebenen Stadien im Wesentlichen angelegt; es beziehen sich daher die Veränderungen desselben in der vierten Periode hauptsächlich nur auf die weitere Ausbildung der definitiven Formverhältnisse und auf histiologische Differenzirung.

Der Durchmesser des Rumpfes wird ein geringerer, während zugleich noch der Bauchstrang und die zu den Seiten desselben liegenden Anschwellungen der Hautmuskelplatte sich noch bedeutend verdicken; daraus resultirt, dass die Leibeshöhle (die den Darmcanal umgebende, primäre) sich im Rumpfe sehr stark verengert. — Auch zeigt sich derjenige Theil des Mitteldarmes, der sich durch den langgestreckten Rumpf hinzieht, sehr verschmälert, so dass er im Gegensatze zu dem vorderen, im Kopfe gelegenen, blasenförmigen Abschnitte eine enge, cylindrische Röhre darstellt, die sich nach hinten in der Region der jüngsten Segmente wieder etwas erweitert.

Eine wesentliche Veränderung, die sich in den Stadien, welche zwischen denen der Fig. 26 und 29 liegen, im Rumpfe vollzieht, besteht darin, dass das Darmfaserblatt — welches ganz getrennt von dem Darme entstand und von demselben durch die primäre, mit der Kopfhöhle in Zusammenhang stehende Leibeshöhle getrennt war — sich an das Darmdrüsenblatt anlegt, wobei die primäre Leibeshöhle vollkommen verdrängt wird. — Wir wollen diesen Process genauer betrachten. Die Segmenthöhlen, die noch im Stadium der Fig. 26 auf die Seiten des Rumpfes beschränkt

waren, dehnen sich zuerst bis zur Rückenlinie, dann auch bis zur Bauchlinie aus. Es sei hier bemerkt, dass es zu einer Verschmelzung der rechten und linken Segmenthöhle nicht kömmt, sondern dass dieselben am Rücken und Bauche durch ein dorsales und ventrales Mesenterium getrennt bleiben. Wenn wir die Schichtenfolge des Rumpfes auf dem optischen Längsschnitte in's Auge fassen (Fig. 27), so finden wir zu äusserst Ectoderm, dann Hautmuskelplatte, Segmenthöhle, Darmfaserplatte, primäre Leibeshöhle und Entoderm. — Die Darmfaserplatte, die nur aus einer einfachen Lage dünner, abgeplatteter Zellen besteht, beginnt sich nun zuerst mit jener Stelle, wo sie mit den Dissepimenten zusammenhängt, an das Darmdrüsenblatt anzulegen; zugleich sah ich von den Zellen der Darmfaserplatte feine, verästelte Ausläufer durch die primäre Leibeshöhle zum Darmdrüsenblatte ziehen. — Bei Reizung der Larve, wie z. B. Druck des Deckgläschens, treten lebhafte Contractionen des Rumpfes ein, wobei er sich in seinem vorderen Theile segmentweise einschnürt (Fig. 29); zugleich kann man eine interessante Beobachtung am Darmfaserblatte machen. Dieses contractile Blatt legt sich nämlich unter Verdrängung der primären Leibeshöhle — die Leibeshöhlenflüssigkeit wird, wie es scheint, in die Kopfhöhle getrieben — vollkommen an das Darmdrüsenblatt an. Zugleich wird der Darm dort, wo die Dissepimente sich ansetzen, durch stärkere Contraction ringförmig eingeschnürt, so dass er ganz dieselbe Form zeigt, welche in den späteren Stadien zur definitiven wird. In dem vorliegenden Stadium kann man aber noch immer, bei geeignetem Druck mit dem Deckgläschen, das Entodermrohr innerhalb des Darmfaserrohres zur Verschiebung bringen. In dem hinteren Theile der Larve, in der Region der jüngeren Segmente ist der Darm nicht ringförmig eingeschnürt; aber auch hier ist die primäre Leibeshöhle verdrängt, und das Mesoderm liegt dem Darmdrüsenblatte unmittelbar an, doch scheint der Darm auch hier innerhalb des Mesodermrohres verschiebbar zu sein; die jüngsten Segmente, die Anfangs zu den Seiten des Hinterdarmes liegen, erhalten später jedes seinen Mitteldarmantheil.

Schon vom Studium der Fig. 26 an beginnen sich allmälig zuerst die ventralen, dann die dorsalen Muskelfelder auszubilden und sie haben im Stadium der Fig. 29 schon eine ziemliche Breite erlangt. In diesem Stadium beginnen sich auch die Quermuskelfasern zu zeigen, die von dem Bauchstrange zur Seitenlinie ziehen. Mit der Ausbildung der Muskeln erreicht der Rumpf eine bedeu-

tende Contractilität und Beweglichkeit. Die queren segmentweisen Einschnürungen, welche die Larve in ihrem vorderen Rumpfabschnitte hervorbringen kann, scheinen mir auf folgende Weise zu entstehen. Der Rumpf wird durch die Längsmuskeln verkürzt und legt sich in Querfalten, und diese Falten werden durch die Contractilität der Dissepimente meist an die Segmentgrenzen verlegt. In den späteren Stadien, wo die Leibeswand durch Verdickung der Cuticula eine grössere Festigkeit erhält, sind die segmentweisen Einschnürungen nicht mehr zu beobachten.

Im Ectoderm entstehen im Stadium der Fig. 29 Segmentgrenzen als feine Contouren, welche sich auf eine geradlinige Anordnung der Ectodermzellen zurückführen lassen.

Die Kopfblase erreicht in dem vorliegenden Stadium ihre bedeutendste Ausdehnung. Sie nimmt eine ellipsoide Gestalt an, ihr Längsdurchmesser wird von dem Durchmesser der äquatorialen Zone weit übertroffen. Diese Zone hat eine elliptische Form angenommen. Sie dient mit ihren bedeutend vergrösserten Dimensionen den oralen Wimperkränzen zur Ausbreitung, die auch in diesem Stadium den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben. Im Uebrigen hat sich am Kopfabschnitt nicht viel verändert. Die Scheitelplatte hat sich verdickt, die Anlagen der Tentakeln sind in die Länge gewachsen und die Kopfnieren haben entsprechend dem Gesammtwachsthum der Larve an Grösse zugenommen.

Es ist noch zu erwähnen, dass auch der hintere Wimperkranz jetzt seine volle Ausbildung erreicht hat. Er besteht aus einer einfachen Reihe starker, langer Wimpergeisseln. Die Beschaffenheit seiner Zellen erinnert an die der Geisselzellen des präoralen Wimperkranzes. Sie zeichnen sich vor den benachbarten Ectodermzellen durch bedeutendere Grösse, grossen runden Zellkern, dunkelkörniges Protoplasma und durch die verdickte Cuticularschichte aus, welche von einer Porenreihe zum Durchtritt der Geisseln durchbohrt ist. (Fig. 48.)

Die Larve schwebt — wie auch in den früheren Stadien — mit ihren Wimperkränzen sich langsam fortbewegend, lothrecht im Wasser.

Wir haben im Vorhergehenden in die Entwicklungsvorgänge des Rumpfes nur insoweit Einblick erlangt, als es die Untersuchung der Larven im lebenden Zustande und an gefärbten Präparaten gestattete. Zur genaueren Erkenntniss der Verhält-



nisse ist aber die Anwendung der Schnittmethode geradezu unentbehrlich. An den jüngsten Larven kann man die sehr einfachen Schichtungsverhältnisse des Rumpfes bei geeigneter Lage des Objectes — die bei der rundlichen Körperform leicht zu erzielen ist — ganz ausreichend an optischen Schnitten studiren. Bei späteren Stadien muss man nothwendigerweise zum Messer greifen.

Der Uebersicht halber wollen wir von der ersten Entwicklungsperiode beginnen und die optischen Durchschnitte des Rumpfes der ungegliederten Larve betrachten. In dem hintersten Ende der Larve sehen wir an der Bauchseite zwischen Haut und Hinterdarm die zwei grossen Urzellen des Mesoderms, in der Medianlinie einander berührend liegen. (Fig. 81.) Etwas weiter vorne (Fig. 82, optischer Durchschnitt von demselben Präparate) sehen wir die concentrischen Wandungen des Mitteldarmes (Entoderm) und der äusseren Haut (Ectoderm), zwischen beiden die geräumige primäre Leibeshöhle. Die Zellen des Ectoderms sind an der Bauchseite etwas höher als an der Rückenseite. Zu beiden Seiten, etwas mehr der Bauchfläche genähert, sehen wir dem Ectoderm je drei Mesodermzellen anliegen, die Durchschnitte der Mesodermstreifen.

In weiter entwickelten Larven beginnen die Mesodermstreifen an ihrem Vorderende zweischichtig zu werden. In Fig. 83 sehen wir einen optischen Durchschnitt durch die vorderste Rumpfregion einer noch ungegliederten Larve. Die Mesodermstreifen zeigen eine äussere Schichte dickerer Zellen, eine innere Schichte mehr abgeplatteter Zellen, die beginnende Sonderung von Hautmuskel- und Darmfaserplatte, die demnach schon früher auftritt, als die Segmentirung des Mesodermstreifens.

In den nachfolgenden Stadien tritt die Differenzirung der Mesodermstreifen in Ursegmente ein; die Ursegmente breiten sich gegen Bauch und Rücken zu aus und die Segmenthöhle beginnt sich zu bilden. Zugleich tritt die Verdickung des Ectoderms an der Bauchseite auf. Da die Differenzirung am Rumpfe von vorne nach hinten vorschreitet, so können wir dieselben Verhältnisse, nur in etwas compacterer Anordnung, auch an den hinteren Segmenten des nächst älteren Stadiums beobachten. Betrachten wir demnach einen Querschnitt aus der Region der hintersten Ursegmente des Stadiums der Fig. 25. Wir sehen hier (Fig. 84) die Querschnitte der zweischichtigen Ursegmente in mächtigerer Ausdehnung. Eine wichtige Erscheinung sehen wir an dem verdickten Ectoderm der Bauchseite; wir finden hier

eine mediane Einstülpung des Ectoderms in der Entstehung begriffen. Man kann diese Einstülpung auch bei Betrachtung des Rumpfes von der Banchfläche aus an Präparaten der Larve vom Stadium der Fig. 23 an der Anordnung der Zellen erkennen. Die Cuticula scheint an dieser Einstülpung nicht Theil zu nehmen, sondern über den Einstülpungsspalt geschlossen hinwegzugehen.

In dem Schnitte Fig. 85, welcher etwas weiter nach vorne geführt ist — durch ein Segment, dessen Entwicklung etwa der der vordersten Segmente des Stadiums der Fig. 24 entspricht — sehen wir vor Allem die segmentale oder definitive Leibeshöhle auftreten; zu gleicher Zeit besteht noch neben derselben zwischen Darm und Darmfaserblatt die primäre Leibeshöhle. Die Zellen der Darmfaserplatte sind noch dünner, die der Hautmuskelplatte noch höher geworden. Besonders hohe, cylindrische Zellen zeigt dieselbe an der Bauchseite zu beiden Seiten der Bauchverdickung des Ectoderms. In der Bauch- und Rückenlinie ist das Mesoderm noch einschichtig. Die Verdickung des Ectoderms an der Bauchseite ist weiter vorgeschritten; der Einstülpungsspalt ist noch tiefer geworden, die Einstülpung scheint durch Verschiebung der Zellenmassen weiter fortzuschreiten. Man sieht ferner den mittleren Theil der Bauchverdickung durch zwei scharfe Grenzen, die von der inneren Fläche des Ectoderms bis nahe an die äussere Fläche ziehen, von dem übrigen Ectoderm abgegrenzt. Diese mittlere abgegrenzte Masse ist die Anlage des Bauchstranges.

Betrachten wir nun einen Querschnitt, der noch weiter nach vorne durch die am weitesten entwickelten Segmente des Stadiums Fig. 25 geführt ist (Fig. 86). Der Bauchstrang, der noch weiter entwickelt ist, springt beträchtlich nach innen vor. Im mechanischen Zusammenhang mit dieser Erscheinung scheint mir eine wichtige Differenzirung zu stehen, welche hier an dem ventralen Theil der Hautmuskelplatten zu beobachten ist. Schon in Fig. 85 sahen wir eine Gruppe von Zellen der Hautmuskelplatte zu beiden Seiten des Bauchstranges, die eine höhere cylindrische Form besitzen und sich radiär um eine kleine Ausbuchtung der Segmenthöhle anordnen. Diese Ausbuchtung sehen wir nun in Fig. 86 spaltförmig vertieft; dadurch ist eine Anhäufung von Zellen entstanden, welche später das ventrale Muskelfeld liefern; wir sehen diese Zellen regelmässig um den spaltförmigen Hohlraum angeordnet, welcher mit der Segmenthöhle in directem Zusammenhange steht. Nach aussen von dieser Zellmasse sehen wir eine kleinere Zellmasse, von einigen, radiär um einen feinen Hohl-

raum angeordneten Zellen gebildet; es ist dies der Querschnitt der Segmentalorgananlage. Dorsalwärts von dieser Zellgruppe ist die Hautmuskelplatte von einer einfachen Schichte cubischer Zellen gebildet.

Wir wollen die weitere Entwicklung des Rumpfes an Schnitten kennen lernen, die durch eine Larve vom Stadium der Fig. 29 geführt sind. Fig. 87 stellt einen Schnitt aus dem hinteren Dritttheil des Rumpfes dar; dessen Verhältnisse entsprechen ungefähr denjenigen eines vorderen Segmentes der Larve vom Stadium der Fig. 26. — Der Bauchstrang ist hier mächtig verdickt und es treten in demselben die Nervenfaserstränge auf. Es sind dies zwei Längsfaserstränge, welche den Bauchstrang in seiner ganzen Länge durchziehen. Sie sind in dem dorsalen, dem Darme zugekehrten Theile des Bauchstranges zu beiden Seiten der Mittellinie gelegen und durch eine schmale Brücke von queren Nervenfasern mit einander verbunden. Diese Querfaserstränge sind in diesem Stadium nicht auf allen Schnitten der Schnittreihe zu beobachten, da sie nur segmentweise auftreten. Die Nervenfaserstränge scheinen durch fibrilläre Differenzirung (fibrillären Zerfall) der Zellen zu entstehen; wenigstens spricht dafür das massige Auftreten derselben.[1]) — Der schmale Einstülpungsspalt des Bauchstranges zeigt an seinem inneren Ende eine kleine Erweiterung. Ueber den Segmentalorganen zeigt das Ectoderm eine bedeutende Anschwellung, welche schon in Fig. 86 sich angedeutet fand. Es ist dies die Seitenlinie, in welcher auch segmentweise die Ausmündungen der Segmentalorgane liegen.

Im Mesoderm sind die wesentlichsten Veränderungen an der ventralen Hälfte der Hautmuskelplatten vor sich gegangen. Die Hautmuskelplatte hat sich hier in zwei Theile gesondert, die sich sowohl ihrer Lage, als auch ihrer Structur nach von einander unterscheiden: Erstens eine Zellenmasse, welche zu den Seiten des stark nach innen vorspringenden Bauchstranges gelegen ist; die Zellen derselben sind von cylindrischer Gestalt und radiär um den spaltförmigen centralen Hohlraum angeordnet; die Zellkerne liegen in der dem Hohlraum zugekehrten Hälfte der Zellen, das Protoplasma ist in der Umgebung der Kerne von Picrocarmin dunkler gefärbt, als in der äusseren Hälfte der Zellen. In einigen dieser Zellen — der ganze Zellencomplex ist bestimmt,

---

[1]) Vergl. Hatschek, Beitr. z. Entw. d. Lepidoptern. Jen. Zeitschr. für Nat. 1877, Sep. Abdr. Pag. 12.

das ventrale Muskelfeld zu liefern — sind schon die ersten Muskelfasern in Bildung begriffen: wir sehen an der äussersten Peripherie der Zellen, in der helleren Substanz also, stark lichtbrechende Körperchen eingelagert; es sind dies die Querschnitte der ersten in Bildung begriffenen Längsmuskelfasern.

Der spaltförmige Hohlraum steht mit der segmentalen Leibeshöhle gar nicht mehr im Zusammenhange. Er wird von derselben durch die zweite Schichte der ventralen Hautmuskelplatte getrennt. Diese Schichte besteht aus unregelmässigen, rundlichen Zellen und erstreckt sich, die Leibeshöhle ventralwärts begrenzend, vom Bauchstrang bis zur Seitenlinie hin, wo sie auch die Segmentalorgane gegen die Leibeshöhle zu bedeckt. In der dorsalen Region ist die Hautmuskelplatte, wie früher, von einer einfachen Zellenlage gebildet, die Zellen sind aber höher cylindrisch geworden und beginnen sich in ihrer Structur zu verändern; die Kerne der Zellen rücken nämlich gegen die innere, der Leibeshöhle zugekehrte Seite; in der Umgebung derselben ist das Protoplasma durch Picrocarminfärbung dunkler tingirt, als in der nach aussen gekehrten Hälfte der Zellen. Diese Zellen, welche das dorsale Muskelfeld zu liefern bestimmt sind, zeigen dieselben histologischen Veränderungen, wie jene Zellenmassen, die dem ventralen Längsmuskelfelde den Ursprung geben. — Die Segmenthöhle oder secundäre Leibeshöhle ist bis zur Rücken- und Bauchlinie vorgerückt, wo sie aber durch die zweischichtigen Mesenterien in eine rechte und linke Hälfte getrennt bleibt.

Die primitive Leibeshöhle ist hier (Fig. 87) durch die Contraction der Darmfaserplatte verdrängt. Das Darmdrüsenblatt ist durch diese Contraction der Darmfaserplatte an einigen Stellen in Falten gelegt.

An den Schnitten, welche weiter nach vorne durch die älteren Segmente des Stadiums der Fig. 29 geführt sind (Fig. 88), finden wir im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Nur die weitere Ausbilduug der Muskelfasern fällt uns in's Auge, die als reihenweise angeordnete, stark lichtbrechende Körper dem peripherischen Theile der cylindrischen Zellen des dorsalen und ventralen Muskelfeldes eingelagert sind. — Wenn wir in der Betrachtung der Schnittreihe von hinten nach vorne vorschreiten, so können wir sehen, dass die einzelnen Muskelfasern, anfangs von viel kleinerem Querschnitt, stetig an Masse zunehmen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nehmen diese Längsmuskelfasern an Höhe zu, so dass sie zu plattenartigen Gebilden

werden, die senkrecht zur Hautfläche stehen, je mehr die Ausbildung der Muskelsubstanz zunimmt, desto mehr verringert sich die Protoplasmamasse der Zellen, auf deren Kosten sie entstehen.

Die Muskelfasern lassen sich als continuirliche Gebilde durch eine grosse Zahl von Segmenten — ja in den späteren Stadien vom Kopfe bis in das Hinterende des Rumpfes — verfolgen. An dem Aufbau einer solchen langen Muskelfaser nimmt eine grosse Zahl hintereinander liegender Zellen Antheil. — Wenn wir das Verhältniss der Muskelfasern zu den Zellen auf dem Querschnitte betrachten, so sehen wir, dass die Anzahl Muskelfasern viel grösser ist, als die der Zellen. Auch an der Flächenansicht der Hautmuskelplatte (Fig. 62) sehen wir, dass der Quere nach mehrere Muskelfasern dem Bereich einer Zelle angehören, während der Länge nach sich viele Zellen an dem Aufbau einer Muskelfaser betheiligen (Fig. 61). Die Muskelfibrillen entstehen demnach durch Umwandlung des Protoplasmas im Innern von zusammenhängenden Zellreihen.

In Fig. 88 sehen wir auch Muskelfasern gebildet, welche von der Seitenlinie zum Bauchstrang ziehen; es sind einzellige spindelförmige Muskelfäden, welche in der Tiefe der ventralen Endothelplatten entstehen.

Fünfte Entwicklungsperiode (Fig. 30—32).

Die Veränderungen, welche die fünfte Entwicklungsperiode charakterisiren, sind: Umbildung der grossen Kopfblase zur definitiven Form des schlanken Kopfzapfens unter gleichzeitiger Rückbildung der Wimperkränze; Verdickung der Cuticula, die wohl Schlängelungen des Rumpfes nach Bauch- und Rückenseite und in lateraler Richtung erlaubt, nicht aber Einschnürungen der starr cylindrischen Leibeswand zulässt.

Wir wollen vor Allem die Veränderungen am Kopfe eingehender betrachten. — Die bedeutenden Formveränderungen des Kopfes lassen sich im Wesentlichen auf zwei Factoren zurückführen: Verdickung und kegelförmiges Auswachsen der Scheitelplatte — Zusammenziehung der übrigen Leibeswand des Kopfes; die flächenhaft ausgebreiteten, dünnen Ectodermzellen verdicken sich unter bedeutender Verkleinerung ihrer Flächenausdehnung, es nimmt die eine ihrer Dimensionen auf Kosten der anderen zu.

In dem Stadium der Fig. 30 sehen wir die Kopfblase viel kleiner geworden. Sie hat eine kugelige Form angenommen, nachdem sie Stadien durchlaufen hat, die in Bezug auf die äusseren

Umrisse dem Kopfe des früheren Stadiums Fig. 24 ähnelten. Die mächtig verdickte Scheitelplatte hat die Form eines stumpfkegelförmigen Aufsatzes angenommen. Die Ectodermschichte der Kopfblase ist sowohl in ihrem zelligen Theil, als auch in Bezug auf die Cuticula verdickt.

Auch der Ringwulst, welcher den präoralen Wimperkranz trägt, ist bei seiner viel kleineren Ausdehnung viel dicker geworden. Die Geisselzellen haben eine schmälere, hochcylindrische Form angenommen. Merkwürdiger Weise kommt jetzt, wo der Wimperkranz in Rückbildung begriffen ist, ein Ringmuskel an der inneren Fläche desselben zur Ausbildung; in jenen Stadien, wo die Verkleinerung der Kopfblase beginnt, erscheinen die ersten Muskelfibrillen desselben und in dem Stadium der Fig. 30 besteht das Ringmuskelband schon aus etwa 5 Muskelfibrillen, welche nach innen zu die ganze Breite der Geisselzellen bedecken. — Die Mesodermzellen breiten sich immer zahlreicher an der Leibeswand der Kopfregion aus, besonders in der hinteren Kopfhälfte, wo sie schon eine continuirliche Schichte bilden. Wir finden hier, dass sich in der Mesodermschichte dem Längsmuskel des Kopfes entlang, im Anschluss an das ventrale Muskelfeld des Rumpfes und als directe Fortsetzung desselben, ein ventrales Muskelfeld des Kopfes ausbildet; die Muskelfibrillen, die continuirlich in diejenigen des Rumpfes übergehen, schreiten in ihrer Entwicklung nach dem Vorderende zu fort; in dem Stadium der Fig. 30 reichen sie schon bis in die Gegend der Wimperkränze. — Die früheren einfachen Muskeln des Kopfes sind daneben noch in voller Ausbildung geblieben. Auch die Kopfniere besitzt noch im Wesentlichen den früheren Bau, nur ist sie noch mächtiger entwickelt und die Trichter haben sich, auf selbstständigen Zweigen des Excretionscanales sitzend, mehr von einander gesondert (Fig. 79).

Immer weiter schreitet das Wachsthum der kegelförmigen Scheitelplatte und die Verkleinerung der Kopfblase fort; in Fig. 31 sehen wir ein weiteres Stadium dieses Processes dargestellt. — Zuletzt bildet der Kopf im Verhältniss zum Rumpfe nur mehr eine birnförmige Anschwellung. Das Scheitelfeld und der postorale Theil des Kopfes haben sich da schon zu einer ganz schmalen Zone zusammengezogen. Nun beginnt die Rückbildung der Wimperkränze. Die Wimpern verschwinden und die Geisselzellen, die zu sehr schmalen hohen Cylinderzellen sich umgebildet hatten, werden allmälig niedriger und nehmen den Charakter der anderen

Epithelialzellen an.[1]) Nur bleiben sie noch eine Zeit lang als dunkler pigmentirter Ring kenntlich.

Schon vom Stadium der Fig. 29 an beginnt sich vor dem hinteren Wimperkranze ein Kranz von Papillen zu bilden; es sind dies solide Ectodermgebilde, die in ihrem Innern zwei helle, längliche Zellkerne zeigen (Fig. 47), an dem hinteren Rande ihres abgestutzten Endes tragen sie einige feine starre Sinneshärchen. Schneider[2]) gibt an, dass diese Wärzchen dem entwickelten Thiere zur Anheftung dienen. Auch am übrigen Rumpfe finden sich schon im Stadium der Fig. 29, wie auch Schneider angibt, in weiten Abständen zerstreute Sinneshärchen. Von peripherischen Nerven des Rumpfes konnte ich aber weder in diesem Stadium noch in den nachfolgenden irgend etwas sehen, obzwar sowohl die Sinneshärchen, als auch das ausgebildete Muskelsystem und weit differenzirte Centralnervensystem des Rumpfes das Vorhandensein von peripherischen Nerven vermuthen lassen.

Bald nachdem die vorderen Wimperkränze verloren gegangen und die Kopfanschwellung schon beinahe verschwunden ist, wird auch der hintere Wimperkranz rückgebildet.

Sechste Entwicklungsperiode, der junge, wurmförmige Polygordius (Fig. 32—33).

Ich habe in den Aquarien aus den ältesten pelagisch gefischten Larven junge, wurmförmige Polygordien gezogen von jener Form, wie sie auch Schneider beschrieben hat.

Der Kopf hat nun auch in seinem hinteren Theile eine schlank cylindrische Form angenommen, die sich dem cylindrischen Rumpfe gleichmässig anschliesst. Wir untercheiden an dem Kopfe einen postoralen cylindrischen Abschnitt und einen präoralen kegelförmigen Abschnitt, den Vorderkopf. Dieser besteht aus einem vorderen Theil, der aus der Scheitelplatte entstanden ist, und aus einer schmalen hinteren Zone, die aus dem Scheitelfelde und dem präoralen Ringwulste hervorgegangen ist. — Die Fühler ragen zu beiden Seiten des vordersten Körperendes vor; während sie früher in einer Vertiefung der Scheitelplatte eingepflanzt waren

[1]) In einigen Fällen sah ich zwar, dass ganze Gruppen der Geisselzellen von den Larven abgestossen wurden, wobei nach der Ablösung die Geisseln ihre Bewegung fortsetzten. Ich halte diese Vorgänge aber für pathologische Erscheinungen, vielleicht durch den Druck des Deckgläschens hervorgebracht.

[2]) l. c.

(vergl. Fig. 56), erheben sie sich jetzt mit breiter Basis von der Oberfläche; sie sind, wie früher, mit starren Sinneshärchen besetzte, solide Fortsätze des Ectoderms. — Die Scheitelplatte hat sich am Rücken von der oberflächlichen Ectodermschichte losgelöst und steht nur mehr am Vorderende und an der Bauchfläche mit derselben in directem Zusammenhange. Die Höhlung, die dadurch dorsalwärts vom Kopfganglion entsteht, erfüllt sich mit sternförmigen Mesodermzellen, und in den ältesten Stadien, die ich beobachtete, reichen die Fibrillen des Bauch- und Rückenmuskelfeldes bis dort hinein.

Die Augen liegen an den Seiten des Kopfzapfens, mehr der Bauchfläche genähert — welche Lage sie ja von Anfang an hatten (vergl. Fig. 36) — in der Scheitelplatte eingebettet. Die Flimmergruben liegen am Rande der Scheitelplatte, und zwar mehr der Rückenfläche genähert. Während der Verkleinerung des Kopfes hat sich eine Verdickung des Ectoderms an der Bauchfläche, zuerst im hinteren Kopfabschnitte, gebildet, welche vom Bauchstrange aus bis zur Mundöffnung vorschreitet und endlich zu den Seiten derselben nach vorne zu in die Scheitelplatte übergeht. Wir werden diese Bildung an den Querschnitten als Schlundcommissur erkennen.

Die Mundöffnung hat sich zu einem sehr engen quergestellten Spalt verkleinert; sie scheint aber sehr erweiterungsfähig zu sein. Der Oesophagus krümmt sich während der Umwandlung des Kopfes allmälig nach rückwärts und reicht, indem sich der Mitteldarm vollständig in das Bereich des ersten Rumpfsegmentes zurückgezogen hat, bis an das Hinterende des Kopfes. Das Dissepiment, welches die Kopfhöhle von der vordersten Segmenthöhle trennt, befestigt sich in der Einschnürung zwischen Oesophagus und Mitteldarm. Durch eine schwache, mittlere Einschnürung gliedert sich der Oesophagus in zwei Abtheilungen.

Ich will hier noch einiger besonderer Eigenthümlichkeiten des ersten Rumpfsegmentes gedenken, die sich schon in früheren Stadien bemerkbar machten.

Das erste Rumpfsegment zeichnet sich schon in frühen Stadien durch überwiegende Länge vor den anderen Rumpfsegmenten aus; zudem ist zu bemerken, dass es nach vorne zu nicht scharf vom Kopfsegmente abgegrenzt ist. Der vorderste Rand des ersten Mesodermsegmentes scheint sogar eigentlich dem Kopfabschnitte zugehörig zu sein. Erstens breiten sich von dort aus Mesodermelemente im Kopfe aus; ferner würde auch die Ent-

stehung des Trichters des vordersten Segmentalorganes zu dieser Deutung führen. Jedes Segmentalorgan besteht aus zwei Theilen, dem Flimmercanale, der (zum grössten Theil) aus dem Materiale des Segmentes entstanden ist, in welchem das betreffende Segmentalorgan nach aussen mündet, und dem Flimmertrichter, der seiner Lage und Entstehung nach dem nächst vorderen Segmente angehört. Von diesem Gesichtspunkte aus möchte ich den vorderen Rand des ersten Mesodermsegmentes, von welchem der erste Segmentaltrichter seinen Ursprung nimmt, als dem Kopfabschnitte zugehörig betrachten. — Obwohl im ersten Rumpfsegmente auf Querschnitten derselbe Schichtenbau sich beobachten lässt, wie in den nachfolgenden Segmenten, so ist doch die Segmenthöhle desselben noch im Stadium der Fig. 29 nicht deutlich wahrzunehmen, das Darmfaserblatt legt sich noch nicht an das Darmdrüsenblatt an. Es erfolgt dies etwas später als in den anderen Segmenten; die definitive Verwachsung mit dem Darmdrüsenblatte scheint erst dann zu erfolgen, wenn sich der Mitteldarm aus dem Kopfe ganz zurückgezogen hat, so dass dann das vorderste Dissepiment in der Furche zwischen Oesophagus und Mitteldarm sich befestigt. Diese Abweichungen in der Entwicklung des ersten Rumpfsegmentes sind davon abzuleiten, dass dasselbe in Beziehungen zum Kopfe getreten ist, von welchem es auch im entwickelten Thiere nicht scharf abgegrenzt ist.

Die Kopfniere konnte ich im Stadium der Fig. 32 nur sehr schwer wahrnehmen und nicht in ihrem ganzen Verlaufe verfolgen (Fig. 80); sie ist darum schwer zu sehen, weil die Flimmerbewegung im Innern der Canäle aufgehört hat. Auch in sämmtlichen Segmentalorganen hat die Flimmerbewegung aufgehört, und ich konnte dieselben, die auch sonst nur schwer und nur mit Hilfe von Immersionssystemen zu verfolgen sind, überhaupt nicht wahrnehmen, obzwar mir die Stelle, wo sie zu suchen sind, sehr genau bekannt war. [1])

Auch im Mitteldarme, dessen Lumen sich zu einem spaltförmigen Raume verengert hat, konnte ich keine Flimmerbewegung constatiren. Die Wandung des Mitteldarms war mächtig verdickt

[1]) Es ist wohl möglich, dass dieser flimmerlose Zustand der Segmentalorgane ein vorübergehender ist; bei Polygordius flavopunctatus soll aber nach Uljanin auch im entwickelten Thiere keine Flimmerbewegung in den Segmentalorganen wahrzunehmen sein. (Protokolle der Sitzungen der Section für Zoologie und vergl. Anatomie der V. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte in Warschau im September 1878.)



und die Zellen derselben von jener stark lichtbrechenden, fettähnlichen Substanz (Deutolecith, Fol) erfüllt; der Zellkern hatte sich gegen die Mitte des Zellkörpers zurückgezogen. Es machten mir alle diese Verhältnisse den Eindruck, als ob der junge Polygordius sich nach abgelaufener Metamorphose jetzt in einem Ruhezustand befinde, bevor er sich an die neue Lebensweise anpasst.

In Fig. 89 sehen wir einen Querschnitt durch den Rumpf eines jungen Polygordius vom Stadium der Fig. 32. Wir finden hier im Wesentlichen die schon in Fig. 88 vorhandenen Verhältnisse. Es persistirt noch der Einstülpungsspalt des Nervensystems; die Faserstränge des Nervensystems sind zu einem einzigen, zweilappigen, in der Medianlinie gelegenen Strange verschmolzen. Die Mesodermgebilde zeigen noch dieselbe Anordnung wie früher, nur sind die Muskelfibrillen auf Kosten des Protoplasmas der Zellen viel mächtiger geworden. Auch die einzelligen Muskeln, die vom Bauchstrang zur Seitenlinie ziehen, haben sich weiter ausgebildet. Sie sind von den Zellen der ventralen Endothelplatte bedeckt. Auf Schnitten, die zwischen zwei Quermuskeln geführt sind, findet man an deren Stelle nur die grossen rundlichen Zellen der ventralen Endothelplatte.

Wir wollen nun zur genaueren Kenntniss des Kopfes einige Schnitte, die durch die Kopfregion desselben Individuums geführt sind, betrachten.

Fig. 90 stellt einen Schnitt dar, welcher durch das vorderste Ende des Kopfes, dicht hinter den Tentakeln geführt ist. Man kann eine oberflächliche Ectodermschichte, mit flachen Kernen, von der centralen Masse, die von gangliösen Zellen und Nervenfasern gebildet ist, unterscheiden. Die zwei kleinen, seitlichen Zellgruppen sind augenscheinlich Gangliengruppen für die Tentakeln, die genau vor ihnen wurzeln.

Gehen wir in der Betrachtung der Schnittreihe weiter und betrachten einen Schnitt, der dicht hinter den Augen geführt ist, Fig. 91, rechterseits ist noch die Pigmentschichte des Auges getroffen. Wir sehen hier die Scheitelplatte blos auf die Bauchfläche bechränkt; an ihrer inneren, dorsalen Hälfte sehen wir eine mächtige Masse von Fasersubstanz. Die dorsale Hälfte des Schnittes nimmt eine Höhle ein, die von verästelten Mesodermzellen erfüllt ist. Auf der linken Seite des Schnittes — der Schnitt ist etwas schief geführt — sieht man schon die Muskelfibrillen des ventralen Muskelfeldes.

In Fig. 92, einem Schnitte, der durch den vorderen Mund-



rand geführt ist, sehen wir die Fasermasse der Scheitelplatte sich in zwei Faserstränge fortsetzen, die in zwei Ectodermverdickungen eingelagert sind, welche dicht nach aussen von der Mundöffnung liegen. Wir sehen in diesem Schnitte sowohl das ventrale, als auch das dorsale Muskelfeld.

In Fig. 93 ist ein Schnitt aus dem hinteren postoralen Theile des Kopfes dargestellt. Die ventrale Ectodermverdickung, die Fortsetzung des Bauchstranges der Rumpfsegmente, erscheint als eine mehr ausgebreitete Anschwellung, in welcher die Faserstränge vollkommen getrennt verlaufen. Im Uebrigen ist an diesem Querschnitte eine grosse Aehnlichkeit mit den Querschnitten der Rumpfsegmente zu erkennen. Wir finden hier nicht nur die dorsalen und ventralen Muskelfelder und die Seitenlinie, sondern auch sogar die Quermuskeln, die von der ventralen Ectodermverdickung zu den Seitenlinien ziehen. Allerdings fehlen, wie dies der heterogenen Entwicklung entspricht, das dorsale und ventrale Mesenterium. In der Leibeshöhle, die von der primitiven Leibeshöhle direct abzuleiten ist, liegt der Oesophagus, der sowie die Leibeswand von einer continuirlichen Mesodermschicht bekleidet ist. Demnach ist jetzt auch die Kopfhöhle allseitig von Mesodermelementen begrenzt.

Ich habe durch eine pelagisch gefischte Larve mit stark rückgebildetem Kopfe, die aber noch die Flimmerkränze besass, eine Querschnittserie angefertigt, und die hier vorgefundenen Verhältnisse des Rumpfes scheinen mir noch eine weitere Differenzirung zu zeigen, als bei den jungen in den Aquarien gezüchteten Polygordien, die schon die Flimmerkränze verloren hatten.

In Fig. 94 ist ein Querschnitt aus dem Rumpfe dieses Individuums abgebildet. Die Entodermzellen, obzwar von hochcylindrischer Form, zeigen doch eine Beschaffenheit, die sich an die der früheren Stadien anschliesst; die Kerne liegen der inneren Peripherie genähert. In allen übrigen Theilen aber zeigt dieser Querschnitt Verhältnisse, die als weiter differenzirt zu betrachten sind, als jene in Fig. 89. Die Zellen des Ectoderms sind bedeutend abgeflacht. Auch am Bauchstrange kann man eine oberflächliche Ectodermschichte mit abgeflachten Kernen von der tieferen Schichte, dem eigentlichen Bauchstrang, unterscheiden, deren Zellen (Ganglienzellen) runde Kerne besitzen. Der Einstülpungsspalt ist verschwunden; nur ein feiner Canal, den ich wenigstens auf einer Anzahl von Schnitten dicht über dem Faserstrang sehen konnte, scheint von ihm übrig geblieben zu sein.

Die Anlage des Bauchstranges stimmt in diesen Stadien



histologisch und morphologisch mit der Anlage des Bauchstranges bei anderen Meeresanneliden (Nereiden, Sabellen), die ich zur Vergleichung untersucht habe, überein. Es ist mir demnach nicht zweifelhaft, dass der gesammte Bauchstrang, wie Perrier [1]) vermuthete, und nicht blos die Längsfaserstränge, wie Uljanin [2]) angibt, als Centralnervensystem des Rumpfes zu betrachten sind.

Die Differenzirung der Muskelfibrillen der Längsmuskelfelder ist weiter vorgeschritten; von den Zellen, auf deren Kosten sie entstanden, ist nur eine dünne Schichte abgeplatteter Zellen übrig geblieben, die einen Endothelbelag der Leibeshöhle bilden. Diese Endothelzellen sind aber viel weniger zahlreich, als man nach den früheren Stadien vermuthen sollte. Es scheint daher eine grosse Anzahl von Zellen bei der Muskelbildung ganz aufgebraucht worden zu sein, doch bin ich über deren Schicksal nicht in's Klare gekommen. An einigen Präparaten schienen mir einige Zellkerne zwischen den Muskelfibrillen zu liegen, auch glaubte ich Zellkerne in einigen Muskelfibrillen eingeschlossen zu sehen; doch konnte ich mich von der Zuverlässigkeit dieser Bilder nicht überzeugen.

Die ventralen Quermuskeln haben sich von den ventralen Längsmuskelfeldern abgehoben und liegen, mit einem Endothelüberzuge versehen, frei in der Leibeshöhle. Man kann sich überzeugen, dass diese Muskelfasern gänzlich von einander gesondert sind. In Fig. 63 sehen wir die Quermuskeln eines weit vorgeschrittenen Stadiums bei gestreckter Lage des Körpers und bei Seitenansicht desselben abgebildet; sie verlaufen hier ganz parallel zu einander. An solchen Präparaten aber, wo die Thiere eine nach den Seiten hin gekrümmte Lage annehmen (natürlich muss man sie in diesem Falle von der Bauchseite betrachten), zeigen sich die Quermuskeln an der concaven Seite der Krümmung relaxirt und oft auseinanderweichend (Fig. 64), und man kann dann sehen, dass jede Muskelfaser ganz frei verläuft. [3])

[1]) Edm. Perrier. Sur un nouveau type intermédiaire du sous-embranchement des vers. Comptes rendus, séance du 19 Avril 1875. — Vergl. unten Anm. 3.

[2]) Uljanin l. c. pag. 390.

[3]) Dies stimmt mit den Angaben, welche Schneider (l. c.) über die Quermuskeln macht, auch mit denen von Uljanin, der sich äussert: „Diese Bündel liegen dicht aneinander und bilden zwei gitterförmige Scheidewände, welche sich der Körperachse entlang hinziehen und eben die Scheidung der Körperhöhle in die erwähnten Fächer bedingen.“ (l. c. pag. 390.) Es scheint mir demnach die Angabe von Perrier hierin nicht ganz zutreffend: „Sur une coup transversale, on voit tout le long de la ligne médiane ventrale un éppaissement, qui paraît au

Die ventrale Endothelplatte ist aber nicht ganz in den Endothelbelag der Quermuskeln aufgegangen. Zwischen diesen und den ventralen Längsmuskelfasern liegt zu beiden Seiten des Bauchstranges eine Anhäufung von rundlichen Zellen, die nach meinem Dafürhalten von der ventralen Endothelplatte abstammen.

Es sind dies die einzigen Mesodermzellen, von allen, die wir auf den Querschnitten finden, welche keine histologischen Differenzirungen eingegangen sind, sondern die ursprüngliche Structur der Zellen des Mesodermstreifens beibehalten haben. Wir würden schon aus theoretischen Gründen vermuthen, dass diese Zellanhäufungen zur Bildung der Geschlechtsproducte dienen werden. Und in der That wird diese Vermuthung durch die Angaben von Uljanin über die Lage der Geschlechtsorgane gestützt: „Die untersuchten Formen von Polygordius waren Hermaphroditen. Die weiblichen Geschlechtsorgane befinden sich in sämmtlichen Körpersegmenten, während die männlichen nur in den hinteren, nämlich den zehnten bis dreizehnten Segmenten enthalten sind. Die weiblichen Organe liegen seitlich vom Bauchmesenterium und stellen sich dar in Form von unregelmässigen, mit Bindegewebe überzogenen Lappen, von denen jeder mehrere, sich entwickelnde Eier enthält. — Die männlichen Organe bestehen aus einer Ansammlung von Zellen, in denen die Spermatozoen sich entwickeln, dieselben liegen in der Nähe der Ausführungsgänge der Segmentalorgane.“ [1])

Vom Blutgefässsysteme konnte ich an den jungen, von mir untersuchten Polygordien noch nichts nachweisen.

---

premier abord continu avec l'hypoderme, mais qu'une analyse plus minitieuse montre avoir une constitution plus complexe. J'ai des raisons de penser que c'est là le système nerveux, mais ce point réclame encore quelques recherches. Du sommet de cet epaissement partent obliquement deux cloisons symétriques par rapport au plan vertical, inclinées à 80 degrée l'une sur l'autre et aboutissant latéralement aux téguments. Ces cloisons s'étendent dans tout l'étendue de l'anneau etc.“ (l. c. pag. 1103.)

[1]) l. c. pag. 392.



II. Theil.

Theoretische Erörterungen.

I. Capitel. Ueber das System der Anneliden.

Es kann kein Zweifel mehr über die Annelidennatur von Polygordius herrschen. Schon nach der ersten, von Schneider[1]) gegebenen Beschreibung wurde die Verwandtschaft des Polygordius mit den borstentragenden Anneliden allgemein anerkannt, obwohl Schneider noch nicht einmal das Nervensystem von Polygordius erkannt hatte.

Durch die weiteren Aufschlüsse über die Organisation von Polygordius, und namentlich durch die Auffindung des Kopfganglions und Bauchstrangs, sind wir zu der Erkenntniss gekommen, dass Polygordius in allen Organsystemen den typischen Bau der Anneliden zeigt.

Polygordius ist, wie schon Uljanin[2]) bemerkt, „von den Chaetopoden nur durch die Abwesenheit der Borsten wesentlich unterschieden".

Polygordius zeigt in seinem Baue durchwegs für die Anneliden typische Verhältnisse, die Ausbildung seiner Organe steht aber auf einer niedrigeren Stufe, als bei allen anderen Anneliden.

Schon in der Gliederung des Polygordius ist ein ursprünglicheres Verhalten durch die vollkommene Homonomie der Rumpfsegmente ausgeprägt. Dadurch unterscheidet sich Polygordius selbst von den niedrigsten ihm sehr nahe stehenden Chaetopoden (Saccocirrus Bobretz.). Während nämlich bei allen Chaetopoden der Oesophagus, welcher seiner Entstehung nach dem Kopfsegmente angehört, secundär in die vordersten Rumpfsegmente rückt und dadurch Veränderungen in dem inneren Bau derselben bedingt, bleibt bei Polygordius der Oesophagus auf das Kopfsegment beschränkt und es bleibt eine vollkommen homonome Ausbildung der Rumpfsegmente bestehen.

Die Segmentirung des Polygordius ist ferner in der äusseren Körperform noch nicht zur Ausprägung gekommen, sie ist nur auf die innere Organisation beschränkt. Auch hierin erkennen wir ein ursprünglicheres Verhalten, denn die Segmentirung tritt

---

[1]) Schneider, Ueber Bau und Entwicklung von Polygordius, Müller's Archiv 1868; eine frühere aber ungenauere Mittheilung über Polygordius findet sich in Schneider's Monographie der Nematoden.

[2]) Protokolle der Sitzungen d. 5. Verssammlung russischer Naturforscher, mitgetheilt v. Prof. Hoyer, Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVIII. Bd, 1877.



bei allen Anneliden auch ontogenetisch zuerst nur als eine innere, anfangs nur das Mesoderm (Ursegmente) betreffende, auf, und erst später erstreckt sie sich auch auf die äussere Form des Körpers.

Auch bei den einzelnen Organen von Polygordius finden wir vielfach Verhältnisse als bleibende vor, welche bei den meisten Chaetopoden als vorübergehende Entwicklungsstadien durchlaufen werden.

Das Centralnervensystem von Polygordius liegt noch in seiner ganzen Ausdehnung dem Ectoderm unmittelbar an.[1]) Das obere Schlundganglion — eigentlich sollte es vorderes oder Scheitelganglion heissen — liegt bleibend im vordersten Körperende, während es bei den meisten Chaetopoden, von diesem seinem Entstehungsorte nach hinten rückend, auf die Dorsalseite des Oesophagus zu liegen kommt. — Das Centralnervensystem des Rumpfes wird von einem einfachen Bauchstrange gebildet, welcher sich gleichmässig, nicht etwa in eine Ganglienkette differenzirt, durch alle Rumpfsegmente erstreckt.

Diese Form des Nervensystems wird ontogenetisch bei allen Chaetopoden durchlaufen. Die Bauchganglienkette entwickelt sich nicht nur bei den Oligochaeten[2]), sondern auch bei den Meeresanneliden durch Differenzirung eines einfachen Bauchstranges, wie ich mich durch Untersuchung einer Reihe von Annelidenlarven (Nereiden und Tubicolen) überzeugen konnte.

Der einfache Bauchstrang ist demnach sowohl ontogenetisch, als phylogenetisch die ursprüngliche Form des Centralnervensystems des Rumpfes der Anneliden und von dieser Urform aus haben die Bauchganglienkette und das Strickleiterbauchmark sich secundär differenzirt.[3])

Die Anordnung der Rumpfmusculatur — dorsales und ventrales Längsmuskelfeld und ventrale Quermuskeln — stimmt, wie

---

[1]) Ein ähnliches Verhalten findet sich nach Claparède und Semper auch bei manchen Chaetopoden, und bei Saccocirrus nach Bobretzky und Marion.

[2]) Vergl. Hatschek, Beiträge zur Morpholog. u. Entw. d. Anneliden, Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, 1876.

[3]) Es ist mir unverständlich, wie Semper (Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere, II. Bd., pag. 149, Separatabdruck der Arb. aus dem zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. III.) zu der Ansicht kommen kann, dass bei den Anneliden zwei Typen der Entwicklung des Bauchmarks neben einander vorkommen, von denen der eine z. B. durch Chaetogaster, der andere durch Nais vertreten sei; bei so nahe verwandten Gattungen eine typische Verschiedenheit! Es müsste daraus nothwendigerweise eine polyphyletische Abstammung der Anneliden gefolgert werden, die einen Riss durch die natürlichsten Gruppen der Chaetopoden bedingen würde.



schon Schneider gezeigt hat, mit dem für Anneliden typischen Verhalten überein. In dem einfachen Bau der Muskeln und in dem Mangel der Ringmuskelschichte — nach Perrier[1]) soll übrigens bei einer Polygordiusart schon eine Ringmuskelschichte vorkommen — sehen wir ebenfalls durch Polygordius das einfachste und ursprünglichste Verhältniss unter den Anneliden repräsentirt.

Der Darm des Polygordius ist in den Rumpfsegmenten mit einem dorsalen und einem ventralen Mesenterium versehen, welche beide ontogenetisch für die Anneliden charakteristisch sind, aber den meisten Chaetopoden im entwickelten Zustande fehlen.

Auch das Blutgefässsystem von Polygordius zeigt nach Uljanin[2]) die für die Anneliden charakteristische Anordnung bei sehr reducirter und einfacher Form.

Aus den hier angeführten Verhältnissen ergibt sich, dass Polygordius nicht etwa eine durch Rückbildung vereinfachte, sondern die ursprünglichste, der gemeinschaftlichen Stammform der Anneliden am nächsten stehende Gattung repräsentirt.

Bei jeder Auseinandersetzung über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Annelidengruppen zu einander, sowie bei jeder Betrachtung über die Verwandtschaftsverhältnisse der Anneliden zu den anderen Hauptgruppen der Bilaterien müssen wir auf Polygordius, als die ursprünglichste Annelidenform, zurückkommen; diesen Gesichtspunkt, den wir als gesicherte Basis gewonnen haben, werden wir festhalten, und von diesem Ergebniss müssen wir stets ausgehen.

So wie Polygordius als Repräsentant einer Ordnung, welche die Stammgruppe der gesammten Anneliden bildet, anzusehen ist, so ist wieder unter den Chaetopoden eine Gattung, welche Polygordius sehr nahe steht, für die Morphologie dieses engeren Kreises von grösster Wichtigkeit.

Es ist dies die Gattung Saccocirrus.

Wir verdanken Bobretzky nicht nur die Entdeckung dieser Form, sondern sind auch über den Bau derselben durch seine schöne Untersuchung genauer unterrichtet.[3]) Saccocirrus zeigt in seinem Bau, wie schon Bobretzky hervorgehoben hat, eine grosse Uebereinstimmung mit Polygordius. Aber nicht nur durch

---

[1]) Perrier, l. c.

[2]) Uljanin, l. c.

[3]) A. F. Marion et N. Bobretzky, Étude des Annélides du golfe de Marseille.



die niedrige Ausbildung seiner Organisation, durch welche er sich nahe an Polygordius anschliesst, erweist sich Saccocirrus als eine sehr ursprüngliche Chaetopodenform, es finden sich bei ihm auch, namentlich im Bau der Geschlechtsorgane, Charaktere vereinigt, welche den beiden Abtheilungen der Chaetopoden, den Oligochaeten und Polychaeten, eigenthümlich sind. Wir können in Anbetracht dessen Saccocirrus als Vertreter einer besonderen Ordnung ansehen, welche als Stammgruppe allen anderen Chaetopoden gegenüberzustellen ist. Das Centralnervensystem von Saccocirrus zeigt dieselben ursprünglichen Verhältnisse, wie bei Polygordius, es ist vom Ectoderm noch nicht scharf gesondert, und liegt daher ausserhalb der Muskelschichte. [1])

Bei Saccocirrus findet sich, wie bei Polygordius, noch ein dorsales und ventrales Mesenterium des Darmes vor.

Auch in der Ausbildung der Sinnesorgane (einfache Tentakeln des Kopflappens, Flimmergruben) schliesst sich Saccocirrus nahe an Polygordius an.

Saccocirrus erweist sich aber durch den Besitz von Borsten als echter Chaetopode, und er zeigt auch in der schon auf die äussere Körperform sich erstreckenden Segmentirung und in der Lagerung des Oesophagus, welcher bis in die vorderen Rumpfsegmente hineingerückt ist, Verhältnisse, die mit denen der anderen Chaetopoden übereinstimmen.

Die Anordnung der Borstenbüschel bei Saccocirrus wird unser besonderes Interesse in Anspruch nehmen, denn wir sind berechtigt, nachdem wir schon aus den anderen Organen die niedere Stellung des Saccocirrus unter den Chaetopoden erkannt haben, auch hierin ein ursprüngliches Verhalten bei demselben anzunehmen.

Die Borstenbüschel von Saccocirrus wiederholen sich gleichmässig in allen Rumpfsegmenten. In dem sogenannten Mundsegmente, welches, wie wir durch die Entwicklungsgeschichte (Polygordius) erfahren haben, nicht einem Rumpfmetamer gleichzusetzen ist, sondern nur den hinteren Abschnitt des Kopfes bildet, finden sich keine Borstenbüschel vor. Dieses Verhalten, welches wieder für den Gegensatz von Kopf und Rumpfsegment von weiterer Bedeutung erscheint, ist, wie ich glaube, gesetzmässig für

[1]) Marion und Bobretzky haben, ähnlich wie Uljanin bei Polygordius, blos die Längsfaserstränge des Bauchmarks als Nervensystem des Rumpfes anerkannt. Doch wird wohl diese Deutung, ebenso wie die Uljanin's, zu berichtigen sein.

alle Anneliden. In jenen Fällen, wo dem „Mundsegmente“ Borsten zugeschrieben werden, scheint mir nur eine Verschmelzung des ersten Rumpfsegmentes mit dem Mundsegmente vorzuliegen.

Die Borstenbündel sind bei Saccocirrus einzeilig angeordnet, wir finden nicht ein Rücken- und ein Bauchborstenbündelpaar, sondern nur ein einziges in der Seitenlinie gelegenes Borstenbündelpaar (in jedem Rumpfsegmente) vor, welches kurzen retractilen Fussstummeln zur Stütze dient.

Die Borstenbüschel sind bei Saccocirrus, wie bei allen Chaetopoden, in dem hinteren Theile des Segmentes, hinter der äusseren Oeffnung des Segmentalorganes, gelegen.

Das Vorkommen eines einzigen in der Seitenlinie gelegenen Borstenbündelpaares in jedem Rumpfsegmente repräsentirt jedenfalls das ursprüngliche Verhalten bei den Chaetopoden. Bei jenen weiter differenzirten Chaetopodenformen, welche zwei Paar Reihen von Borstenbündeln besitzen, entsprechen die ventralen Borstenbündel ihrer Lage nach vollkommen den einfachen Borstenbündeln von Saccocirrus; die Frage aber, ob die dorsalen Borstenbündel sich secundär selbstständig entwickelt haben, oder ob sie von dem ursprünglichen, einfachen Borstenbündel (in der phylogenetischen Entwicklung) sich abgegliedert haben, ist bei unseren jetzigen Kenntnissen noch nicht zu entscheiden.

Wir werden die Ordnung der Saccocirriden, zu welcher nebst Saccocirrus auch die Gattungen Polyophthalmus und Ophelia beizuziehen sein werden, den anderen Ordnungen der Chaetopoden, den Polychaeten und Oligochaeten, als gleichwerthig gegenüberstellen.

Wir wollen hier nicht näher auf die Systematik und Organisation der Polychaeten eingehen, den Oligochaeten aber werden wir einige weitere Auseinandersetzungen widmen müssen.

Die Oligochaeten erweisen sich insbesonders durch die sehr ausgesprochene Heteronomie der Rumpfsegmente, welche namentlich in den complicirt gebauten, auf wenige Segmente beschränkten Geschlechtsorganen zum Ausdruck gekommen ist, und auch durch viele andere Organisationsverhältnisse als weiter von dem ursprünglichen Typus der Chaetopoden entfernt, als manche Polychaetenformen.

In Bezug auf gewisse Organe (Sinnesorgane, Bewegungswerkzeuge) zeigen die Oligochaeten eine niedrigere Stufe der Ausbildung, welche wohl zum Theil als secundäre Rückbildung zu erklären ist

Das Mundsegment ist bei den Oligochaeten stets mit dem ersten Rumpfsegmente verschmolzen.

Die Segmentalorgane zeigen bei den Oligochaeten — im Gegensatz zu dem einfacheren Verhalten bei den Saccocirriden und Polychaeten — stets einen complicirteren Bau. Die schleifenförmige Anordnung der Excretionscanäle ist für die Oligochaeten charakteristisch.

Es mag nunmehr gestattet sein, zu der durch charakteristische Eigenthümlichkeiten wohl abgegrenzten Annelidengruppe der Hirudineen überzugehen und namentlich die Verwandtschaftsbeziehungen derselben zu erörtern.

Die Ansicht, dass die Hirudineen als eine Uebergangsgruppe zwischen Trematoden und Anneliden aufzufassen seien, ist wohl jetzt schon allgemein fallen gelassen.

Die Form des Bauchmarkes, welches bei den Hirudineen durch eine wohl differenzirte Ganglienkette repräsentirt ist, beweist, dass sich die Hirudineen auch nicht einmal an die niedersten Anneliden (Polygordius), sondern an viel weiter entwickelte Annelidenformen anschliessen.

Wir wollen vor Allem den Umfang der Ordnung der Hirudineen genauer präcisiren.

Von besonderer Wichtigkeit für die Morphologie der Hirudineen ist die Ausbildung des hinteren Saugnapfes, welcher durch Umwandlung der Bauchfläche einer Anzahl der hintersten Rumpfsegmente entstanden ist und von einem aus den Ganglien mehrerer Segmente zusammengezogenen Schwanzganglion innervirt wird. Von diesem Gesichtspunkte aus sind eine Anzahl von Formen von der Ordnung der Hirudineen auszuschliessen, die bisher zu derselben gerechnet wurden, so die borstentragende Gattung Acanthobdella, deren After in der Mitte des „Saugnapfes“ liegt, Malacobdella [1]) und wahrscheinlich auch Histriobdella und vielleicht auch noch andere der weniger genau gekannten Gattungen.

Als unzweifelhafte Hirudineen bleiben die Familien der Branchiobdelliden, Rhynchobdelliden und Gnathobdelliden bestehen.

Die so begrenzte Ordnung der Hirudineen wird von Formen

---

[1]) Nach Semper (l. c.) ist Malacobdella eine Nemertine. Die Bedeutung, die Gegenbaur (Vergleichende Anatomie) dem Nervensystem von Malacobdella für die Morphologie des Bauchmarkes den Anneliden zuschrieb, ist demnach beseitigt.

gebildet, welche durchwegs von dem ursprünglichen Typus der Anneliden weiter entfernt sind, als die Chaetopoden.

Die Organisationsverhältnisse der Hirudineen sind auf den Typus der Anneliden zurückzuführen, sie sind aber zweifellos durch Anpassnng an die parasitische Lebensweise vielfach umgebildet und auch rückgebildet.

Um einen Anhaltspunkt für die Erkenntniss der Verwandtschaftsbeziehungen der Hirudineen zu den anderen Anneliden zu gewinnen, werden wir jene Hirudineenform berücksichtigen müssen, bei welcher der typische Annelidenbau am reinsten und am wenigsten verändert erhalten ist. Es ist dies die Gattung Branchiobdella.

Branchiobdella besitzt ein geschlossenes Blutgefässsystem, und die ursprüngliche Leibeshöhle, welche durch Dissepimente in metamere Abschnitte zerfällt. Der complicirte Geschlechtsapparat zeigt unzweifelhafte Beziehungen zu dem Geschlechtsapparat gewisser limnicoler Oligochaeten. Es ist uns dadurch ein Fingerzeig gegeben, dass die complicirten, zwitterigen Geschlechtsorgane aller Hirudineen auf die Verhältnisse der Oligochaeten zurückzuführen sind.

Die Verwandtschaft der Hirudineen mit den Oligochaeten ist auch in dem Bau der Segmentalorgane ausgeprägt. Wir haben schon oben erwähnt, dass die Segmentalorgane der Oligochaeten sich durch die charakteristische schleifenförmige Anordnung der Canäle auszeichnen; dieselbe schleifenförmige Anordnung finden wir bei den Hirudineen. In den besonderen Eigenthümlichkeiten der Eilage (Coconbildung) stimmen die Hirudineen ebenfalls mit den Oligochaeten überein.

Auch durch die Entwicklungsgeschichte, auf welche wir späterhin zurückkommen werden, wird die Ansicht unterstützt, dass die Anneliden mit den Oligochaeten in nächster Verwandtschaftsbeziehung stehen.

Wir können annehmen, dass die Hirudineen sich unter theilweiser Rückbildung der Organisation (Borsten und Blutgefässe) und theilweiser Umbildung (Saugnäpfe, Muskelsystem etc.) aus einer oligochaetenähnlichen Stammform entwickelt haben.[1]) — Wir

[1]) Der Saugnapf der Hirudineen, welcher aus einer Anzahl umgewandelter Rumpfsegmente entstanden ist, und also morphologisch nicht mit dem der Trematoden übereinstimmt, kann um so weniger für diese vermeintlichen Verwandtschaftsbeziehungen geltend gemacht werden, da wir Saugnäpfe in den verschiedensten Thierclassen selbstständig auftreten sehen. Die Aehnlichkeit des Muskelsystems

werden daher die Ordnung der Hirudineen im System den Oligochaeten zunächst stellen.

Die Gephyreen schliessen sich unzweifelhaft durch viele Eigenthümlichkeiten ihrer Organisation und Entwicklung den Anneliden an.

Unsere Kenntnisse über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Gephyreen sind zwar noch nicht genug vorgeschritten, um diese Verwandtschaftsbeziehungen klar zu präcisiren, viele morphologische Verhältnisse, z. B. die des Excretionsapparates, sind noch ganz unverstanden, da aber die Lagerung der Organe und auch der Bau derselben in den meisten Punkten das für die Anneliden typische Verhalten zeigt und auch Andeutungen des metamerischen Baues nicht fehlen — namentlich ist hier der Bauchstrang der Echiuriden zu erwähnen [1]) — so scheint mir die Berechtigung vorzuliegen, die Gephyreen der Classe der Anneliden einzuverleiben.

Die Borstenpaare, die sich bei den chaetiferen Gephyreen in der Nähe der Geschlechtsöffnung finden, möchten vielleicht sogar auf eine nähere Beziehung zu den Chaetopoden hinweisen.

Wir werden obigen Erörterungen gemäss folgende Ordnungen der Anneliden aufstelllen:

1. Ordnung. Polygordiidae (Archiannelides).
2. Ordnung. Chaetopodes.
    1. Unterordnung. Saccocirridae (Archichaetopodes).
    2. Unterordnung. Polychaetae.
    3. Unterordnung. Oligochaetae.
3. Ordnung. Hirudineen.
4. Ordnung. Gephyrei.

Diese Ordnungen sind, wie aus den früheren Auseinandersetzungen hervorgeht, im Sinne der Phylogenie nicht gleichwerthig, sondern zum Theil einander übergeordnet. Es möge dies nachfolgendes Schema versinnlichen:

---

der Hirudineen mit dem der Trematoden ist eine durch die gleichen Anpassungsverhältnisse bedingte Analogie. Bei der Branchiobdella, die noch einen rundlichen Querschnitt des Körpers zeigt, finden wir sowohl die Leibeshöhle, als das Muskelsystem in der für die Anneliden typischen Anordnung. Es ist leicht begreiflich, wie durch die Anpassung an den Parasitismus unter Abplattung des Körpers eine theilweise Rückbildung der Leibeshöhle und Umbildung des Muskelsystems sich entwickelte.

[1]) Vergl. Salensky, Ueber die Metamorphose des Echiurus, Morphologisches Jahrbuch 1876 (Taf. XXII).

Anneliden

1. Ord. Polygordiiden

2. Ord. Chaetopoden

1. Unterord. Saccocirriden

2. Unterord. Polychaeten

3. Unterord. Oligochaeten

4. Ord. Gephyreen 3. Ord. Hirudineen

Die Ordnung der Polychaeten dürfte wohl einer schärferen Kritik nicht Stand halten und soll nur als eine provisorische Aufstellung betrachtet werden.

Es ist eine allgemein verbreitete Erscheinung, dass die im Meere lebenden Thiere aus den verschiedensten Thierclassen auf einer viel früheren Stufe der Entwicklung das Ei verlassen, als die im Süsswasser lebenden Vertreter derselben Classen. Die im Meere lebenden Formen durchlaufen demgemäss meist eine complicirte Metamorphose, während ihre Verwandten, die das Süsswasser bewohnen, oft erst in ausgebildeter Form ihr freies Leben beginnen.

Es lässt sich regelmässig nachweisen, dass die Metamorphose der ursprünglichere, die directe Entwicklung der secundäre Entwicklungsmodus ist.

Auch bei den Anneliden finden wir dasselbe Verhalten vor. Während die Meeresbewohner, die Polyogordien, Saccocirriden, Polychaeten und Gephyreen, alle eine Metamorphose durchlaufen, zeigen die Süsswasserbewohner, die Oligochaeten und Hirudineen, eine directe Entwicklung.

Der Nachweis, dass die Metamorphose auch hier der ursprünglichere Entwicklungsmodus ist, wird dadurch begründet, dass erstens die niedrigsten Annelidenformen (Polygordius) die typische Metamorphose durchlaufen, ferner dadurch, dass sich dieselbe Larvenform in den verschiedensten Gruppen der Anneliden erhalten hat, und endlich auch dadurch, dass diese charakteristische Larve sich durch ihre Beziehungen zu den Larvenformen anderer Thiertypen als eine uralte Form erweist. — Es ist überdies leicht, die Vorgänge bei der directen Entwicklung auf diejenigen der Metamorphose zurückzuführen.

Die Larvenformen der Anneliden zeigen in ihrer äusseren Form und in ihren Larvenorganen eine grosse Mannigfaltigkeit. Trotz dieses Formenreichthums ist es doch leicht, durch Ver-

gleichung der gemeinschaftlichen Charaktere den ursprünglichen Larventypus aufzufinden, auf welchen die mannigfaltigen Larvenformen zurückzuführen sind. [1])

Dieser Urtypus der Annelidenlarven, welcher, wie schon erwähnt, auch Beziehungen zu den Larvenformen anderer Thierclassen zeigt, findet sich nicht nur bei Polygordius, der ältesten Annelidenform, sondern auch bei Vertretern anderer Annelidenordnungen (Chaetopoden, Gephyreen) ganz rein erhalten. Es ist dies die Lovén'sche Larve.

Bei der directen Entwicklung der Oligochaeten und Hirudineen kennen wir zwei verschiedene Entwicklungstypen. Nach dem einen Typus, welcher sich bei Lumbricus, Criodrilus, Hirudo, Nephelis findet, entwickeln sich die Embryonen aus kleinen Eiern, die wenig Nahrungsdotter enthalten. In einem frühen Stadium beginnen die Embryonen sich durch Schlucken der in dem Cocon abgelagerten Eiweissmasse zu ernähren und wachsen auf Kosten derselben bedeutend heran. — Bei dem anderen Typus, welcher z. B. durch Euaxes, Tubifex, Clepsine vertreten ist, ist schon im Ei eine bedeutende Menge von Nahrungsdotter aufgespeichert. Die Entwicklung zeigt hier Modificationen, analog jenen, welche bei Mollusken und Wirbelthieren durch den im Ei angehäuften Nahrungsdotter bewirkt werden. Es ist sicher, dass der erste Entwicklungstypus, derjenige der eiweissschluckenden Embryonen, der ursprünglichere ist, da er mit dem Urtypus der freien Entwicklung der Larve viel mehr übereinstimmt. Wir wollen diesem Typus der eiweissschluckenden Embryonen hier einige vergleichende Betrachtungen widmen.

Die Entwicklungsgeschichte von Criodrilus stimmt im Wesentlichen mit der von Lumbricus [2]) überein. Die Embryonen von Criodrilus sind nur durch die massenhafte Eiweissaufnahme noch bedeutender aufgebläht als bei Lumbricus.

Ich will hier erwähnen, dass die Schluckzellen, die eine besondere zur Eiweissaufnahme dienende embryonale Einrichtung bilden, nicht etwa blos für Criodrilus charakteristisch sind. Sie finden sich ebenso bei Lumbricus, selbst auch in den späteren Stadien, wo sie dem hinteren Oesophagusende aufgelagert sind. [3])

---

[1]) „Eine sehr geringe Abweichung in den Lebensverhältnissen ist oft genügend, um die Verschiedenheit der Larven zu erklären." Claparède und Metschnikoff, l. c. p. 16.

[2]) Kowalevsky, l. c.

[3]) Diese Zellen wurden schon von d'Udekem abgebildet (Développement du

Die Uebereinstimmung in den Eigenthümlichkeiten der Entwicklung von Hirudo und Nephelis mit den genannten Oligochaeten ist sehr auffallend. Schon Claparède und Metschnikoff äussern sich hierüber: „Die Oligochaeten bieten eigentlich eine viel grössere Aehnlichkeit mit den Egelembryonen als mit den Entwicklungsstadien der Polychaeten, eine Thatsache, die — in Betracht der vielen Verwandtschaftspunkte zwischen Oligochaeten und Bdelliden — nicht zu wunderbar scheinen darf.“ [1])

Die Bildung der Keimblätter scheint bei Nephelis und Hirudo ganz ähnlich vor sich zu gehen, wie bei Criodrilus. Auch hier sind drei grosse Ectodermzellen zu beobachten, die in frühen Stadien eine grosse Rolle spielen [2]), später aber in die Leibeshöhle gerathen und durch Zerfall zu Grunde gehen. [3]) — Auch die weiteren Entwicklungsvorgänge zeigen, sowohl in allgemeinen Zügen, als auch in besonderen Eigenthümlichkeiten, so viele Uebereinstimmung, dass die Annahme von Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Oligochaeten und Hirudineen auch durch die Entwicklungsgeschichte wohl begründet erscheint.

Lombric terrestre. Mém. couronn. de l'Acad. roy. de Belgique. Tom. XXVII. 1856), aber irrthümlicher Weise für die Anlage des oberen Schlundganglions gehalten. Kowalevsky hat in den betreffenden Stadien (l. c. Taf. VII Fig. 17) nicht nur diese Schluckzellen, sondern auch den ziemlich langen Oesophagus, der längs des Rückens hinzieht, übersehen.

[1]) l. c Freilich schreibt Cl. und M. weiterhin: „So z. B. weisen die Oligochaeten-Embryonen, die durch Rathke bei Clepsineembryonen bekannt gewordenen „colossalen Zellen“, welche bekanntlich Leuckart für Urnieren in Anspruch nimmt, beständig auf, während sie bei Polychaeten in dieser Form wenigstens nicht wiederzukehren scheinen.“ Diese colossalen Zellen, welche wir, durch die Untersuchungen Kowalevsky's an Lumbricus als Urzellen des Mesoderms erkannt haben, kommen entgegen der Vermuthung Cl. und M.'s, allen Anneliden (und auch anderen Bilaterien) zu. Wir haben sie im ersten Theil dieser Arbeit bei Polygordius kennen gelernt und ich habe sie auch bei verschiedenen Polychaetenlarven gefunden, z. B. bei den Larven und Embryonen von Sabella lucullana.

[2]) Vergl. Robin, Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées, Mémoires de l'académie des sciences de l'institut de France. Pl. V u. Pl. VI (Fig. 111 u. 113) und Pl. XII. (Fig. 190 u. 191.) Tome XL. Nr. 9.

[3]) Die Darstellung Bütchli's über die Entwicklung von Nephelis (Entwicklungsgeschichtliche Beiträge, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX) scheinen mir wenig zutreffend zu sein. Bütschli hat wohl die Zugehörigkeit der drei grossen Zellen zum Ectoderm erkannt, — während Kowalevsky (l. c.) irrthümlicher Weise das Mesoderm von denselben ableiten wollte, — und auch den späteren Zerfall dieser Zellen beobachtet. Aber die Angaben Bütschli's über die Entstehung des Mesoderms sind incorrect. Er erkannte nicht einmal die Wichtigkeit der am Hinterende der Mesodermstreifen gelegenen grossen Urzellen des Mesoderms. — Ebenso sind seine Angaben über die Entwicklung des oberen Schlundganglions nicht ganz zutreffend.

Die Entwicklungsstadien der eiweissschluckenden Embryonen lassen sich leicht auf die der freischwimmenden Larven zurückführen. Es ist dies schon aus dem beschreibenden Theile dieser Arbeit ersichtlich. Die wichtigsten Unterschiede sind folgende: Die primäre Leibeshöhle der Larve, die ja im Rumpfe nur vorübergehend besteht, ist bei der directen Entwicklung reducirt und nur durch die Kopfhöhle repräsentirt. — Der Leib der Embryonen ist durch die Eiweissaufnahme aufgebläht, und hieraus resultiren Veränderungen der Entwicklung, die insbesonders in der Bildung des Embryonalstreifens sich ausprägen. — Die Larvenorgane, die für die freie Entwicklung charakteristisch sind (doch auch hier sind zuweilen die Wimperkränze rückgebildet), sind bei der directen Entwicklung reducirt.

Immerhin findet sich bei Criodrilus das wichtigste Larvenorgan, das der oralen Wimperkränze, in etwas veränderter Form, aber unzweifelhaft homologer Bedeutung (wie weiterhin pag. 82 erörtert wird) als adorale, von zwei Flimmerwülsten begrenzte Flimmerrinne vor. Dies weist darauf hin, dass wir in Criodrilus eine sehr alte Oligochaetenform zu suchen haben; doch könnte der Nachweis hiefür erst durch nähere Untersuchung der Organisationsverhältnisse dieser Gattung geführt werden.

II. Capitel. Die Gliederung des Körpers und die morphologische Bedeutung der Metameren.

Die Erörterungen, welche in diesem Capitel ihren Platz finden sollen, beziehen sich vornehmlich auf jene Typen der Bilaterien, deren Körper eine metamerische Gliederung zeigt, doch müssen auch die ungegliederten Typen mehrfach in den Kreis dieser Betrachtungen gezogen werden. Wir wollen zunächst auf die Verhältnisse der Anneliden eingehen und dann erst die der anderen Typen vergleichend betrachten.

Die Gliederung des Anneliden-Körpers.

Der Anneliden-Körper ist in eine Anzahl hintereinander liegender Abschnitte gegliedert. Diese Abschnitte sind 1. das Kopfsegment (Kopflappen und Mundsegment), 2. eine Reihe (wenigstens ursprünglich) gleichwerthiger Rumpfsegmente oder Metameren, 3. das Endsegment.[1])

[1]) Meine Auffassung der Gliederung des Annelidenkörpers ist von derjenigen Semper's (l. c.) sehr abweichend. Semper fasst eine Reihe der vordersten Körpersegmente als Kopfsegmente auf, die ich nur als metamorphosirte Rumpfsegmente betrachte. — Die Deutung des hinteren Abschnittes der Knospungsregion der Naiden

Das Kopfsegment ist weder seinem Bau noch seiner Entwicklung nach einem Metamer gleichwerthig. Dasselbe besitzt Organe, oberes Schlundganglion und Oesophagus, die dem Metamer fehlen. Die Kopfhöhle ist direct von der einfachen primitiven Leibeshöhle ableitbar, während die Leibeshöhle der Metameren als secundäre, aus zwei, durch die Mesenterien vollkommen getrennten, symmetrischen Hälften bestehende Höhlung entsteht.

Die Bedeutung der Metameren ist vor allem durch ein überaus wichtiges Organsystem charakterisirt, das dem Kopfsegment stets fehlt: die Geschlechtsorgane. Die Metameren sind, wenigstens ursprünglich und der Entwicklung nach, gleichwerthige Geschlechtssegmente.

Das Endsegment ist ebenfalls dem Metamer nicht gleichwerthig. Während aber das Kopfsegment durch die Verschiedenheit der Organe von den Metameren sich unterscheidet, ist das Endsegment seiner Bedeutung nach, wie die Entwicklungsgeschichte beweist, auf eine niedrigere Entwicklungsstufe des Metamers zurückzuführen. Es persistirt als ein undifferenzirter Theil des Rumpfes, welcher während der Entwicklung[1]) durch Theilung Metameren erzeugen kann. — Allerdings besitzt das Endsegment auch ein besonderes Organ, den Hinterdarm; doch ist dieser vielleicht nicht einmal einem bestimmten Segmente strenge zuzurechnen, da er, der weniger differenzirten Rückenfläche des Rumpfes angehörend, bei manchen Formen im Verlaufe der Entwicklung weit nach vorne rücken kann. Bei der weiteren Differenzirung erhält das Endsegment auch oft äussere Anhänge und Papillen als besondere Organe.

Die typische Gliederung des Anneliden - Körpers findet sich viel klarer noch, als am ausgebildeten Individuum, während der Entwicklung ausgeprägt. Es ist hier nicht nur der Gegensatz zwischen Kopfsegment und Metameren des Rumpfes viel augenfälliger, es tritt hier auch noch ein anderes Verhältniss mit Deutlichkeit hervor: die Altersfolge der Metameren. Die Metameren sind ihrer Entwicklung nach nicht gleichaltrig, sondern das vor-

als Kopfanlage ist ganz ungerechtfertigt und durch die Embryonalentwicklung der Anneliden wird die Semper'sche Ansicht durchaus nicht bestätigt. Um so gewagter erscheinen die weitgehenden, auf diese falsche Voraussetzung gegründeten Schlussfolgerungen.

[1]) Bei Nais ist auch am entwickelten Thiere noch Metamerenbildung von dem Endsegment aus im Zusammenhang mit der Knospung zu beobachten. (Semper, O. Fr. Müller.)



derste, an das Kopfsegment grenzende Metamer ist das älteste, die nachfolgenden sind der Reihe nach jünger, und auf das hinterste, jüngste Metamer folgt noch ein undifferenzirter Theil des Rumpfes (Endsegment), der, auf einer früheren Entwicklungsstufe verharrend, durch Theilung immer neue Metameren zu liefern befähigt ist. — In diesem Bau des Embryo liegt der Typus der Gliederung der Anneliden klar vor unseren Augen.

Die Entwicklung des gegliederten Baues der Anneliden.

Bei der Ausbildung der Körperabschnitte tritt zuerst der Gegensatz von Kopf und Rumpf auf.[1]) Bei dem ursprünglichen Typus der Entwicklung, bei Polygordius, ist dieses Verhalten klar und scharf ausgeprägt. Doch auch die Verhältnisse bei den anderen Anneliden, selbst bei der directen Entwicklung der Oligochaeten, lassen sich auf diejenigen des ursprünglichen Typus zurückführen. Wir wollen aber der Kürze halber uns hier nur an die Verhältnisse der Polygordiuslarve halten.

Worin prägt sich der Gegensatz von Kopf und Rumpf an der Polygordiuslarve aus? — Wir finden an den jüngsten — im ersten Theil dieser Arbeit beschriebenen — Polygordiuslarven im Kopfsegmente schon die wesentlichsten Organe ausgebildet, während der hintere Abschnitt, der später zu den Metameren des Rumpfes sich entwickelt, noch auf einer viel niedrigeren Entwicklungsstufe steht. Während im Kopfsegmente schon die Scheitelplatte, periphere Nerven, Muskelfasern und Nierencanäle ausgebildet sind, zeigen sich im Rumpfe noch wenig histiologische Veränderungen; wir finden hier noch die Keimblätter aus undifferenzirten Zellen zusammengesetzt; die Differenzirung der Organe erfolgt hier erst viel später als im Kopfsegmente.

Die Gliederung in Metameren erfolgt vom Vorderende des Rumpfes aus. Es gliedert sich hier das erste Metamer ab und es beginnt in demselben die Differenzirung der Organe. Der hintere Abschnitt des Rumpfes aber verbleibt auf der früheren Entwicklungsstufe. Die Bildung des 2., 3., 4. Metamers u. s. w. geht auf ganz dieselbe Weise, immer auf Kosten des undifferenzirten Rumpfabschnittes vor sich, der sich stets durch Wachsthum regenerirt, um immer neue Metameren durch Theilung zu liefern.

---

[1]) Es stimmt dies nicht mit der Semper'schen Ansicht überein, da Semper mit der Bezeichnung Kopf einen andern Begriff verbindet, als wir es hier auf Grund der Entwicklungsgeschichte thun.



Die Analogie der Metamerenbildung mit dem Knospungsprocess ist ganz auffallend. Es erfolgt z. B. bei der Knospenentwicklung von Pedicellina[1]) in einem frühen Stadium der Entwicklung eine Theilung des primären Individuums; der eine Theil nun geht der weiteren individuellen Entwicklung entgegen, während der andere auf der niederen Stufe der Entwicklung verharrt, bis er selbst sich zu einem neuen Theilungsprocess anschickt u. s. w. Ganz ähnlich wie dieser undifferenzirte Theil verhält sich das Endsegment der Anneliden.

Die Gliederung des Rumpfes tritt nicht gleichzeitig in allen drei Schichten (Keimblättern) des Rumpfes mit gleicher Schärfe auf; die Gliederung nimmt vielmehr von einem Keimblatte, dem Mesoderm, ihren Ausgang.[2]) Später erst, bei der weiteren Ausbildung der Organe, macht sich auch am Ectoderm die Gliederung geltend. Das Entoderm verhält sich am längsten der Gliederung gegenüber indifferent, es wird erst dann vom metamerischen Baue beeinflusst, wenn es zum Mesoderm in nähere Beziehung tritt.

Der metamerische Bau kommt zuerst durch Wiederholung der inneren Organe zum Ausdruck. Bei Polygordius bleibt er auf dieser Stufe der Entwicklung stehen, bei den anderen Anneliden beginnt sich die Gliederung auch in der äusseren Körperform, durch segmentweise Einschnürungen und durch die äusseren Anhänge und Gliedmassen, auszuprägen.

Die morphologische Bedeutung der Gliederung des Annelidenkörpers.

Die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock ist wohl gegenwärtig die verbreitetste. Das Metamer wird als einem ungegliederten Thiere gleichartiges Individuum angesehen.

Man müsste von diesem Standpunkte aus das Kopfsegment als das älteste sterile Individuum, die Metameren als die Geschlechtsindividuen des Stockes betrachten.

Die Entwicklung der Gliederung, welche so auffallende Analogie mit dem Knospungsprocesse zeigt, würde im allgemeinen diese Auffassung unterstützen. Um aber diese Auffassung zu

---

[1] B. Hatschek. Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877.

[2]) Ich konnte das Auftreten der Ursegmente, lange bevor sich die äussere Gliederung ausprägte, bei verschiedenen Polychaetenlarven beobachten. Bei den Oligochaeten und Hirudineen ist dasselbe Verhalten schon von Rathke und Leuckart beobachtet und namentlich durch Kowalevsky klargelegt.



begründen, müsste man die Organisation des Metamers und die des Kopfsegmentes auf denselben Grundtypus zurückführen können, man müsste nachweisen, dass beide aus derselben Urform entstanden seien.

Sind wir nun im Stande diesen Nachweis zu führen?

Es lassen sich allerdings eine Reihe von Thatsachen hiefür geltend machen, so die Uebereinstimmung in der Anordnung der Musculatur im Kopfsegment und Metamer, die Aehnlichkeit in Bau und Lagerung der Excretionscanäle des Metamers (Segmentalorgane) mit der Kopfniere. — Auch in Bezug auf die Leibeshöhle zeigen die Metameren ursprünglich dasselbe Verhältniss, wie das Kopfsegment, ihre abweichende definitive Leibeshöhle entwickelt sich erst secundär. — Der Mangel von Mund und Oesophagus könnte als Rückbildung gedeutet werden, die sich ungezwungen durch die Centralisation des Thierstockes zu einem Individuum höherer Ordnung erklären liesse.

Die bedeutendste Schwierigkeit bietet aber die Vergleichung des Centralnervensystems des Kopfes mit dem Bauchstrang der Metameren. Es ist sehr zweifelhaft, ob der Bauchstrang des Metamers auf das typische Scheitelganglion des Kopfsegments zurückgeführt werden könne.[1]) Es scheint vielmehr eine Verschiedenheit der Lagerung vorzuliegen, die einen Vergleich ausschliesst. So lange dieser Widerspruch nicht beseitigt ist, kann man eine ursprüngliche Gleichwerthigkeit des Kopfsegments und Metamers nicht annehmen.

Es wird dadurch eine andere Auffassung der Gliederung nothwendig. Wenn wir Kopfsegment und Metamer nicht auf dieselbe Grundform zurückführen können, so ist mit diesem Gegensatze die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock unhaltbar geworden. Kopf und Metamer stellen dann nichts anderes als verschiedene Körpertheile dar; es ist das Kopfsegment dem metamerisch gegliederten Rumpfe gegenüberzustellen.

Wie können wir uns aber in diesem Falle den metamerischen Bau des Rumpfes erklären? Lässt sich derselbe als eine höhere Differenzirung eines ursprünglich ungegliederten Rumpfes deuten? Ich möchte dies verneinen.

Die Thatsachen, die uns in der Entwicklungsgeschichte des metamerischen Baues vorliegen, sprechen unzweideutig für das Vor-

[1]) Von der Semper'schen ganz unrichtigen Auffassung des oberen Schlundganglions kann natürlich nicht die Rede sein.

handensein eines Knospungsprocesses. Wenn die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock nicht zulässig ist, so muss diese Knospung nothwendiger Weise als Knospung eines Körpertheils aufgefasst werden, welche zur Vervielfältigung desselben führt.

Es würde demnach bei den Anneliden eine Vervielfältigung des Rumpfes durch Knospung vorliegen, deren wesentliches Ergebniss in der Vervielfältigung eines bedeutenden dem Rumpfe angehörenden Organsystems liegt — in der Vervielfältigung der Generationsorgane.

Es würde hier die Wiederholung eines Körpertheiles zu demselben Zwecke führen, den wir bei weit differenzirten Thierstöcken erreicht finden, wo nämlich die Geschlechtsindividuen physiologisch lediglich den die Fortpflanzungsorgane bergenden Körpertheilen gleichwerthig sind.

Die Wiederholung eines Körpertheiles durch Knospung ist nach mancherlei Analogien als möglich und begreiflich anzusehen. — In den Entwicklungsvorgängen der Anneliden an sich fände diese Deutung keinen Widerspruch.

Zur festen Begründung dieser Ansicht ist aber die Erforschung der ungegliederten Stammform der Anneliden unbedingt erforderlich. — Ich will hier einen der wesentlichsten Punkte, der durch Vergleichung zu prüfen wäre, hervorheben.

Wir sahen an der jüngsten Poligordiuslarve im Kopfe alle wesentlichen Organe: Centrales und peripheres Nervensystem, Muskeln, Excretionsapparat schon weit entwickelt, während im Rumpfe noch weder die histiologische, noch die anatomische Differenzirung der entsprechenden Organsysteme begonnen hatte. Es müsste — wenn wir Kopf und Rumpf nur als Abschnitte des Körpers auffassen — auch bei der ungegliederten Stammform sich die fundamentale Thatsache wiederholen, dass die Organe des Rumpfes sich anatomisch und histiologisch später entwickeln als die des Kopfes.

Wir werden weiterhin nachweisen, dass die Anneliden von einer Rotatorien-ähnlichen Stammform abzuleiten sind. Es wäre daher in der Entwicklungsgeschichte der Rotatorien der Schlüssel zu dem Verständniss der Annelidengliederung zu suchen.

Ich halte es bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse noch nicht für möglich, zu entscheiden, welche von den beiden hier entwickelten Theorien der Annelidengliederung die richtige ist.

Sollte es gelingen, die hervorgehobenen Schwierigkeiten zu beseitigen und das Kopfsegment und Metamer auf dieselbe Grund-

form zurückzuführen, so möchte die erste Theorie, die Auffassung des Annelidenkörpers als Thierstock, sich als berechtigt erweisen; könnte man aber nachweisen, dass schon bei den Rotatorien ein ähnliches Folgeverhältniss der Entwicklung von Kopf und Rumpf besteht wie bei den Anneliden, dann wäre eine sicherere Begründung der zweiten Theorie gegeben.

Die Segmentirung bei anderen Ordnungen des Wurmtypus.

Viele Rotatorien zeigen eine Gliederung des Körpers in eine Anzahl hintereinanderliegender Abschnitte. Es wurde schon oftmals, von verschiedenen Forschern, diese Gliederung als Vorläufer der Segmentirung der Anneliden angesehen.

Viel ausgesprochener als bei den Rotatorien zeigt sich diese Gliederung bei der, früher meist zu den Nematoden gerechneten, von Bütschli aber mit Recht in die Nähe der Gastrotrichen gestellten, merkwürdigen Gattung Echinoderes.

Die Gliederung ist bei Echinoderes, wie bei den Rotatorien, nur durch Einschnürungen des Integuments und diesen entsprechende Gruppirung der Muskeln ausgeprägt. Die durch diese Einschnürungen abgegrenzten Abschnitte des Integuments zeigen namentlich bei Echinoderes ein Verhalten, welches sehr an die Segmentirung der Anneliden erinnert. Der vorderste Abschnitt, welcher die Mundöffnung trägt (Kopfsegment), weicht in seinem Baue von den nachfolgenden, eine Reihe gleichgestalteter Segmente (Metameren) bildenden Abschnitten ab, und zuletzt folgt wieder ein abweichendes Endsegment.

Eine Wiederholung der inneren Organe, und namentlich der Geschlechtsorgane, welche für das Wesen der Annelidensegmentirung charakteristisch ist, findet sich aber weder bei Echinoderes noch bei den Rotatorien. Ich schliesse mich deshalb der Ansicht Bütschli's vollkommen an, der die Gliederung der Rotatorien und des Echinoderes für typisch verschieden von der Segmentirung der Anneliden hält. [1])

Die Gliederung ist bei den Rotatorien und Echinoderes nur eine äussere; sie ist auf eine durch Anpassung an die Bewegung entstandene Differenzirung zurückzuführen.

Dasselbe, was über die Gliederung des Echinoderes gesagt

[1]) Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.



wurde, lässt sich auf die Segmentirung der sonderbaren Nematodenformen Desmoscolex und Trichoderma anwenden.

Ganz anders gestalten sich aber die Verhältnisse bei den in ihrer Gliederung oft mit den Anneliden verglichenen Cestoden. Hier wiederholen sich in den einzelnen Gliedern die Organe und namentlich die Geschlechtsorgane mit vollkommener Regelmässigkeit. — Die Bildung der Metameren geht bei den Cestoden (wie bei den Anneliden) von einem undifferenzirten Körpertheile aus, wie dies für die Knospung charakteristisch ist. — Es reihen sich daher die Metameren in regelmässiger Altersfolge von dem Knospungspunkte aus aneinander.

Es wird auch bei den Cestoden die Frage gestellt werden, ob die Metameren den Werth eines Individuums oder blos eines durch Knospung sich wiederholenden Körpertheils besitzen? Bei Berücksichtigung der ungegliederten Formen Ligula und Caryophyllaeus möchte die letztere Ansicht wahrscheinlicher sein.

Während bei den Anneliden die Bildung der neuen Metameren am Hinterende vor sich geht, erfolgt dieselbe bei den Cestoden an jenem Körperende, welches bisher stets als Vorderende aufgefasst wird. Es ergibt sich also eine fundamental verschiedene Anordnung der Metameren.

Aber auch abgesehen von diesem Unterschiede könnte man die Metamerenbildung der Cestoden und Anneliden keineswegs als homolog im strengen Sinne der Homophylie gelten lassen, da bei der grossen Verschiedenheit in der Organisation an eine Ableitung der Anneliden und Cestoden von einer gemeinschaftlichen gegliederten Stammform nicht gedacht werden kann.

Die Metamerenbildung ist vielmehr in beiden Ordnungen selbstständig erworben.

Auch bei den Nemertinen scheint ein metamerischer Körperbau vorzuliegen; denn es ist eine Wiederholung der Geschlechtsorgane und ein gleichmässiger Bau der entsprechenden Körperabschnitte nachgewiesen. [1]) Wir können, wie bei den Anneliden, ein abweichendes Kopfsegment, in welchem keine Geschlechtsorgane sich finden, den Metameren des Rumpfes, die in der Wie-

[1]) Vergl. von neueren Publicationen: Hubrecht, Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel, niederländ. Archiv f. Zool. Bd. II. Heft 3. Ferner Barrois, Mémoire sur l'embryologie des Némertes, Paris 1877. Auch hat Semper (l. c.) mehrfach den metamerischen Bau der Nemertinen mit Entschiedenheit betont.



derholung der Geschlechtsorgane ihren Ausdruck finden, gegenüberstellen. Der metamerische Bau ist hier ebensowenig, wie bei den niedrigsten Anneliden (Polygordius), in der äusseren Körperform ausgeprägt.

Ueber die Entwicklung der Metameren bei den Nemertinen besitzen wir noch keine ausreichende Kenntniss. Doch ist es wahrscheinlich, dass die Bildung derselben von dem undifferenzirten Hinterende des Körpers ausgeht und zu derselben regelmässigen Altersfolge, vom hintersten jüngsten bis zum vordersten ältesten Metamer, führt, wie bei den Anneliden. Wenn diese Vermuthung sich bestätigen sollte, dann würde der metamerische Bau der Nemertinen in seinem Wesen als vollkommen übereinstimmend mit dem der Anneliden anzusehen sein.

Doch auch hier könnte der übereinstimmende metamerische Bau allein nicht als beweisend für die Verwandtschaft zweier Gruppen betrachtet werden.

Wir werden auf die Frage des Verwandtschaftsverhältnisses der Anneliden und Nemertinen weiterhin zurückkommen.

Die Segmentirung der Arthropoden.

Bei den Arthropoden ist die Segmentirung durch die weitgehende Differenzirung des Gesammtorganismus grossen Veränderungen unterworfen.

In weitaus den meisten Gruppen ist aber schon äusserlich eine auffallende Heteronomie der Segmente bemerkbar. Es ist eine Theilung der Arbeit eingetreten, so dass die Segmente in den verschiedenen Regionen des Körpers verschiedene Functionen übernommen haben.

Bei den ursprünglichsten Arthropoden, den Phyllopoden, ist die (äusserliche) Homonomie der Segmente noch am wenigsten gestört.

Auch die Entwicklungsgeschichte beweist, dass die Segmente (des Rumpfes) ursprünglich von homonomer Bedeutung sind.

Die Erscheinungen, die wir bei der Entwicklung der Gliederung der Arthropoden beobachten, lassen sich auf jene Verhältnisse zurückführen, die wir bei den Anneliden kennen gelernt haben. — Wir unterscheiden am Embryo oder der Larve der Arthropoden ein Kopfsegment (s. str.), eine Anzahl ursprünglich gleichwerthiger Rumpfsegmente, in regelmässiger Altersfolge vom vordersten ältesten bis zum hintersten jüngsten, und einen un-

differenzirten Endabschnitt, von welchem aus die Bildung neuer Rumpfsegmente vor sich geht. [1])

Die Arthropoden sind, wie weiterhin bei Berücksichtigung der anderen Organisationsverhältnisse erörtert werden soll, ihrer Abstammung nach von den Anneliden abzuleiten. — In ihrer Segmentirung zeigen sich Verhältnisse, welche demgemäss von jenen der Anneliden ableitbar, aber jedenfalls viel weiter differenzirt und von dem ursprünglichen Typus (Polygordius) viel weiter entfernt sind.

Die Gliederung, die bei den ursprünglichsten Anneliden (Polygordius) in der äusseren Körperform noch nicht zur Ausprägung gekommen ist, macht sich bei den Polychaeten sowohl durch segmentale Einschnürungen des Integuments, als auch durch die weit differenzirten segmentalen Körperanhänge bemerkbar; bei den Crustaceen, bei welchen die Extremitäten eine noch viel bedeutendere Rolle spielen, ist die Differenzirung in dieser Richtung noch viel weiter gediehen. Der ursprünglich aus continuirlichen Längsmuskelfeldern zusammengesetzte Hautmuskelschlauch ist, im Zusammenhange mit dieser Differenzirung, in einzelne kürzere Muskelbündel zerfallen, welche die Extremitäten und die Segmente des Integuments bewegen.

Die Heteronomie in der äusseren Gestaltung der Segmente ist schon bei den ursprünglichsten der bekannten Crustaceen, den Phyllopoden, in der Umgestaltung der vordersten Rumpfsegmente und ihrer Extremitäten aufgetreten. Die Umbildung der vorderen Rumpfsegmente ist aber bei den anderen Gruppen der Crustaceen und bei den Tracheaten noch viel weiter vorgeschritten und es treten diese Rumpfsegmente mit dem Kopfsegmente (s. str.) in nähere Beziehung.

Viel früher aber als die äusserliche Heteronomie muss die innere Heteronomie der Segmente aufgetreten sein; sie zeigt sich nicht nur in der Ausbildung des Darmcanales, auch jene Wiederholung der Geschlechtsorgane, die ursprünglich für die Segmentirung charakteristisch war, ist bei den Arthropoden nirgends mehr zu beobachten. Wie bei den Oligochaeten unter den Anneliden, so sind auch bei den Arthropoden die Geschlechtsorgane auf eine engere Region des Körpers beschränkt, es fungiren nicht mehr alle Rumpfsegmente als Geschlechtssegmente.

[1]) Die Altersfolge der Metameren bei den Crustaceen ist schon vor Jahren zuerst für die Copepoden, später für die Phyllopoden, neuerdings auch, älteren Angaben von Fritz Müller gegenüber, für die Malacostraken, von Claus als übereinstimmend mit den Verhältnissen der Anneliden dargethan.



Die Segmentirung, deren wesentliche Bedeutung ursprünglich in der Wiederholung der Geschlechtsorgane lag, hat bei der weiteren Differenzirung in der vollkommeneren Bewegungsleistung des segmentirten Körpers ihre Verwerthung gefunden, wobei der Fortpflanzungsapparat auf eine beschränkte Region des Körpers concentrirt wurde.

Die Segmentirung der Wirbelthiere.

Die Gliederung des Wirbelthierembryo zeigt dieselben charakteristischen Verhältnisse, welche wir bei den Anneliden kennen gelernt haben. Wir unterscheiden einen Kopfabschnitt, eine Reihe von Metameren, von welchen das vorderste das älteste, das hinterste das jüngste ist, und einen undifferenzirten Endabschnitt, von welchem die Bildung neuer Metameren ausgeht.

Allerdings ist mehrfach behauptet worden, dass auch vor dem ältesten Metamer neue Metameren entstehen. Doch sind diese Angaben noch nicht sicher bewiesen, und sie können mit Recht in Zweifel gezogen werden, da, wie bei dem Annelidenembryo, das Fortschreiten des Differenzirungsprocesses am Embryo von vorne nach rückwärts so klar vorliegt. [1])

Die Uebereinstimmung des metamerischen Baues der Wirbelthiere mit dem der Anneliden ist auch darin ausgeprägt, dass die Segmentirung zuerst als eine innere auftritt. Die Genitalplatte, die sich durch alle Rumpfsegmente erstreckt, kann als gleichwerthig den segmentalen Geschlechtsorganen der Anneliden angesehen werden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung tritt stets eine heteronome Ausbildung der Metameren auf, die mit dem Grade der Differenzirung der verschiedenen Wirbelthierclassen gleichen Schritt hält.

Die Entwicklung des Kopfabschnittes, der bei seiner weiteren Ausbildung eine Wiederholung von Organen (Nervensystem) zeigt, lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass hier eine Anzahl von Metameren mit dem Kopfsegment in nähere Beziehung getreten und so innig mit demselben verschmolzen sind, dass selbst in der Entwicklungsgeschichte die Abgrenzung ihrer Urwirbel

[1]) Wenn auch die vordere Grenze des vordersten Urwirbels später entsteht, nachdem schon einige nachfolgende Urwirbel gebildet sind (Kölliker und andere Aut.), so muss dies nicht nothwendiger Weise zu der Deutung führen, dass der vorderste Urwirbel jünger wäre, als die unmittelbar nachfolgenden, sondern liesse sich vielleicht auch anderweitig erklären.

verwischt wurde, und dass die Segmentirung erst in der Ausbildung des Nervensystems wieder hervortritt.

Oder sollte der Kopfabschnitt von einem einfachen ungegliederten Kopfsegment abgeleitet werden können?

Dies würde gar sehr sowohl mit der älteren Göthe-Oken'schen, als auch mit der neueren Gegenbaur'schen Schädeltheorie im Widerspruche stehen, die freilich beide die Entwicklungsgeschichte nicht berücksichtigt haben.

III. Capitel. Trochophora.

Wir haben die Bedeutung der Lovén'schen Larve für die Ontogenie der Anneliden schon hervorgehoben. Doch die Bedeutung dieser Form reicht noch weit über die Classe der Anneliden hinaus. Durch die Beziehungen zu den verschiedensten Thierclassen und zu deren Larvenformen erweist sich der Lovén'sche Typus als eine uralte Form, die nicht nur von ontogenetischer, sondern auch von phylogenetischer Bedeutung ist.

In der Lovén'schen Larve ist, wie wir darlegen werden, eine uralte Stammform, von welcher eine grosse Reihe von Thierclassen abzuleiten ist, in annähernder Reinheit wiederholt.

Wir wollen zunächst das Stadium, welchem wir unsere Betrachtung widmen wollen, näher präcisiren. Es ist dies das jüngste Larvenstadium, welches wir von Polygordius beschrieben haben, die ungegliederte Larve.

Wir wollen dieses Stadium, welches in der Ausbildung seiner mannigfachen Organe und in der Anordnung derselben einen wohl charakterisirten Typus bildet, als Trochophorastadium oder kurz als Trochophora bezeichnen.[1])

Diese Form ist wohl vollkommen rein nur bei den Annelidenlarven erhalten. Auf dieselbe Grundform lässt sich aber sogar eine noch jetzt lebende Thierclasse zurückführen, deren Bau in den wesentlichsten Zügen mit der Trochophora übereinstimmt. Es ist dies die Classe der Rotatorien.

Diese Uebereinstimmung einer entwickelten Thierform mit dem Larvenstadium einer anderen Classe — eine für die Entwicklungstheorie bedeutungsvolle Erscheinung — geht hier so weit, dass

[1]) Ray-Lankester bezeichnete diese Form als Trochosphaera, welche Benennung auch Semper angenommen hat. Da aber Semper schon früher eine Rotatoriengattung — die mit dieser Larvenform durchaus nicht identisch ist, sondern vielfache weitere und besondere Differenzirungen zeigt — Trochosphaera genannt hatte, so möchte ich einen anderen Namen, Trochophora, für die Larve wählen.



man die Trochophora der Anneliden, wenn sie auf dieser Entwicklungsstufe geschlechtsreif würde, der Classe der Rotatorien einordnen müsste.

Mit gleicher Sicherheit sind die Larven der Mollusken und zwar der Bivalven, Gastropoden und Pteropoden auf die Trochophora zurückzuführen. [1])

Auch zu anderen Thierclassen steht die Trochophora in mehr oder weniger klaren Beziehungen.

Wir wollen uns zunächst zur Vergleichung der Trochophoraform in den drei Gruppen der Anneliden, Rotatorien und Mollusken wenden, wobei die Morphologie dieser Form einer eingehenden Erörterung unterzogen werden soll.

Wir werden in dieser Auseinandersetzung die einzelnen Organsysteme in Bezug auf ihren charakteristischen Bau und ihre typische Lagerung behandeln.

A. Der Apparat der oralen Wimperkränze.

Den Apparat der oralen Wimperkränze finden wir in seiner ursprünglichsten Form bei der Polygordiuslarve und vielen anderen Annelidenlarven erhalten. Ich will hier nochmals die wesentlichsten Punkte in Betreff des Baues, der Function und der Entwicklung dieses Apparates hervorheben.

Der Apparat der oralen Wimperkränze besteht in seiner ursprünglichsten, bei der Polygordiuslarve erhaltenen Form aus folgenden Theilen:

1. Einem präoralen, doppelreihigen Wimperkranz, welcher dicht vor der Mundöffnung gelegen ist, und das vordere Körperende (Scheitelfeld) umsäumt.

2. Einem einreihigen, postoralen Wimperkranz, der dicht hinter der Mundöffnung gelegen ist.

3. Einer Wimperrinne, die zwischen beiden Wimperkränzen verläuft und sich direct in die wimpernde Mundöffnung fortsetzt.

Der vordere Wimperkranz dient namentlich der Bewegung, während der postorale Wimperkranz und die Wimperrinne zur Nahrungsaufnahme in näherer Beziehung stehen.

In Betreff der Entwicklung dieses Apparates ist zu bemerken, dass derselbe nicht sogleich als kreisförmig geschlossener

---

[1]) Huxley war der erste, der diese für die Verwandtschaftsbeziehungen der Bilaterien überaus wichtige Vergleichung aufgestellt hat; ihm haben sich Gegenbaur, Ray-Lankester, Bütschli, Semper u. a. angeschlossen.



Wimperapparat auftritt, sondern zuerst an der Bauchseite auftritt und von da aus in seiner Entwicklung gegen den Rücken fortschreitet, um schliesslich erst, am Rücken verwachsend, zur kreisförmig geschlossenen Ausbildung zu gelangen.

In ganz ähnlicher Ausbildung wie bei Polygordius findet sich der orale Wimperapparat bei vielen anderen Annelidenlarven, so bei Echiurus und bei vielen Polychaeten (Nephtys). Bei Mitraria, bei Sabella- und Nereidenlarven konnte ich beobachten, dass der präorale Wimperkranz von zwei Zellreihen gebildet wird.

Unter den Oligochaeten findet sich nur bei den Embryonen von Criodrilus der orale Wimperapparat vor. Doch ist er hier so reducirt, dass nur die adorale Wimperrinne übrig geblieben ist; die präoralen und postoralen Geisselreihen sind rückgebildet. Die Homologie des Apparates von Criodrilus mit dem Wimperapparate der Trochophora ist durch die Entwicklung bewiesen. Die secundäre Verwachsung des Apparates in der Rückenlinie ist bei Criodrilus, wo die Umwachsung durch die Aufblähung des Embryo verlangsamt ist, sehr leicht zu beobachten.

In derselben typischen Ausbildung, in welcher er den Annelidenlarven zukommt, findet sich der Wimperapparat auch bei den Rotatorien.

Der präorale Wimperkranz, welcher das Scheitelfeld umsäumt und dicht vor der ventral gelegenen Mundöffnung hinzieht, ist lange schon als das für die Rotiferen charakteristische Räderorgan bekannt. Dieses Räderorgan erfährt in den verschiedenen Gruppen der Rotatorien die mannigfachsten Differenzirungen und Umänderungen. Alle diese Modificationen sind aber auf die Grundform des präoralen Wimperkranzes zurückzuführen.

Ausser dem präoralen Wimperkranz besitzen aber die meisten Rotiferen auch, gerade so wie die Trochophora der Anneliden, einen viel zarteren postoralen Wimperkranz und eine zwischen den beiden Wimperkränzen gelegene adorale Flimmerrinne.

Schon im Jahre 1771 hat der Pastor Johann Conrad Eichhorn[1]) bei Lacinularia jenen zarten postoralen Wimperkranz abgebildet. Auch J. C. Schäffer scheint schon (1755)[2]) diesen Wimperkranz bei Melicerta ringens gesehen zu haben. — Der zweite Wimperkranz wurde viel später erst wieder genauer be-

[1]) Beiträge zur Naturgesch. d. kleinsten Wasserthiere, Berlin u. Stettin 1871.

[2]) J. C. Schäffer, Die Blumenpolypen des süssen Wassers, Regensburg 1755, Tab. I, Fig. 3.



schrieben und zwar von Huxley (1852)[1]) und Leydig (1851)[2]) bei Lacinularia, von Williamson bei Melicerta[3]), Leydig bei Pterodina und Hydatina.[4]) Leydig, der eine genaue Beschreibung des Flimmerapparates gibt, beschreibt auch die Flimmerrinne bei Lacinularia. Auch Schmarda[5]) hat einen doppelten Flimmerreif bei Diplotrocha beschrieben.

Claparède[6]) wies nach, dass der zweite Wimperkranz typisch für die Rotatorien sei, da derselbe in den verschiedensten Rotatoriengruppen sowohl bei Schizotrochen, als bei Zygotrochen vorkommt. Claparède war auch der erste, der die physiologische Bedeutung des zweiten Wimperkranzes und der Flimmerrinne hervorgehoben hat.

Während der präorale Wimperkranz, wenigstens bei den nicht festsitzenden Rotatorien, vornehmlich zur Locomotion des Thieres dient, besorgt der postorale Wimperkranz und die Flimmerrinne die Zuleitung der Nahrungstheilchen in die Mundöffnung.

Auch bei der interessanten, von Semper beschriebenen Trochosphaera aequatorialis[7]) findet sich ein rudimentärer postoraler Wimperkranz.

Weitere interessante Beiträge zur Kenntniss des Wimperapparates der Rotatorien verdanken wir Grenacher.[8]) Besonders schön ist die doppelte Function der Wimperkränze nach Grenacher bei Microdon clavus ausgeprägt.

Der Wimperapparat der Rotatorien zeigt demnach in seinem Baue und seiner Function die auffallendste Uebereinstimmung mit jenem der Trochophora der Anneliden. Aber auch in der Entwicklung finden wir typische Uebereinstimmung. Die Differenzirung des Räderapparates schreitet (nach Salensky)[9]) von der Mund-

---

[1]) Huxley, A Contribution to the Anatomy and Physiology of the Rotifera. Quarterly Journal of Microscopical Science of the M. Society of London 1852.

[2]) Leydig, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lacinularia socialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1851.

[3]) William, On the Anatomy of Melicerta ringens. Quarterly Journal etc. 1853.

[4]) Leydig, Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI, 1854.

[5]) Schmarda, in d. Denkschriften der Wiener Akad. d. Wissensch. VII Bd.

[6]) E. Claparède, Miscellanées zoologiques. Ann. des sciences nat., Tom. VIII. 1867.

[7]) Semper, Trochosphaera aequatorialis. Zeitschrift f. wiss Zool. Bd. XXII.

[8]) Grenacher, Einige Beobachtungen über Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XIX, 1869.

[9]) W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Brachionus urceolaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Tom. XXII. 1872.

region gegen den Rücken vor, es erfolgt erst secundär die kreisförmige Schliessung des Organes.

Der einzige wesentliche Unterschied zwischen dem Wimperapparat der Rotiferen und dem der Polygordiuslarve besteht darin, dass der präorale Wimperkranz bei den Rotatorien nur von einer einfachen Geisselreihe (und auch von einer einfachen Zellreihe) gebildet wird, während er bei der Polygordiuslarve (und anderen Annelidenlarven) doppelreihig sich findet. Vielleicht wird dieses ursprünglichere Verhalten von den Rotatorien in der Ontogenie wiederholt, oder es findet sich vielleicht gar noch bei irgend einer Form erhalten.

Die Homologie der Wimperapparate der Rotatorien und der Trochophora der Anneliden ist durch die Lage, den Bau, die Function und die Entwicklungsgeschichte dieser Organe unzweifelhaft erwiesen.

Mit derselben Sicherheit lässt sich das Velum der Mollusken auf den Wimperapparat der Trochophora zurückführen. Doch ist das Velum nur eine reducirte Form des ursprünglichen Apparates. Das Velum entspricht nämlich nur dem präoralen Wimperkranze, es umsäumt das Scheitelfeld und zieht dicht vor dem Munde hin. Der präorale Wimperkranz ist sogar im Velum noch in reinerer Form erhalten, als bei den Rotatorien, denn er besteht hier, wie wenigstens für Paludina vivipara unter den Gastropoden und bei mehreren Pteropoden nachgewiesen ist, aus einer doppelten Reihe von Wimperzellen.

Die typische Eigenthümlichkeit der secundären Verwachsung am Rücken ist wenigstens bei einigen Formen sicher erkannt, so z. B. bei Nassa, Natica, Fusus, Murex. [1]) Die secundäre Schliessung des Velums ist überhaupt bei solchen Formen am leichtesten zu beobachten, wo die Umwachsung durch Aufblähung des Embryo (in diesem Falle durch Nahrungsdotter bedingt) eine verlangsamte ist. Bei manchen Gastropoden bleibt das Velum überhaupt am Rücken offen, so z. B. bei den Süsswasserpulmonaten, wo Rabl [2]) und Ray-Lankester [3]) das Velum ganz richtig erkannt haben. [4])

---

[1]) N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Archiv f. mikroskop. Anatom. XII. Bd. 1877.

[2]) Rabl, Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften Bd. IX, 1875.

[3]) Ray-Lankester, Developpement of the Pond-snail. Quart. Journ. Mic. Sci. 1878.

[4]) Ihering (Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix, Jenaische Zeitschr. f. Nat. IX. Bd. 1875), welcher die Deutung Ray-Lankester's bezweifelt, beweist, dass ihm Begriff des Velums ganz unklar ist.

Da der Wimperapparat bei den Molluskenlarven nur zur Locomotion dient, so ist es begreiflich, dass bei ihnen nur der präorale Wimperkranz, dem ja diese Function typisch zukommt, erhalten ist; der postorale Wimperkranz und die Flimmerrinne sind rückgebildet.

Das Velum, welches bei den Bivalven, den Gastropoden, Heteropoden und Pteropoden wesentlich dieselben Verhältnisse zeigt, ist dem präoralen Wimperkranze der Annelidenlarven homolog zu setzen.

B. Scheitelplatte.

In der Mitte des vom präoralen Wimperkranze umsäumten Scheitelfeldes liegt die Scheitelplatte.

Die Scheitelplatte liegt genau am vorderen Pole des Körpers und in einiger Entfernung von der ventral gelegenen Mundöffnung. Ich habe die Scheitelplatte nicht nur bei der Polygordiuslarve, sondern auch bei vielen anderen Annelidenlarven gefunden. Sie tritt stets früher auf, als alle anderen Theile des Centralnervensystems, und bildet die Anlage des oberen Schlundganglions. Auch bei den Oligochaeten findet sich die Scheitelplatte in derselben typischen Entwicklung. Ich konnte sie ebenso auch bei Nephelis nachweisen. [1])

So wie bei den Anneliden entwickelt sich auch bei den Rotatorien und den Mollusken das obere Schlundganglion aus der in der Mitte des Scheitelfeldes gelegenen Scheitelplatte. Es kann auch bei letzteren kein Zweifel hierüber sein, wenn man die Abbildungen von Ray-Lankester und Fol mit denjenigen der Polygordiuslarve vergleicht. Bobretzky hat dagegen auf seine negativen Befunde ganz ungerechtfertigten Werth gelegt. — Die hierauf basirten phylogenetischen Schlussfolgerungen Bobretzky's [2]) sind vollends der Beweis einer sehr oberflächlichen Anschauung.

Die doppelten Augenflecken der Scheitelplatte finden sich, wie bei der Polygordiuslarve, so auch bei den Larven der Rota-

[1]) Ganz falsch hat Bütschli die Entstehung des oberen Schlundganglions von Nephelis beschrieben, da er dasselbe von einer Zellenwucherung am Mundrande ableitet. Die Scheitelplatte, die morphologisch das Vorderende des Embryo bildet, liegt bei Nephelis scheinbar auf dem Rücken; dies wird von der starken Ausbildung des zapfenförmig vorspringenden Mundwulstes bedingt; die Scheitelplatte, aus welcher das obere Schlundganglion sich entwickelt, liegt an der Basis dieses zapfenförmig vorspringenden Wulstes als eine ziemlich breite Ectodermverdickung.

[2]) l. c. Die Mollusken sollen nach Bobretzky mit den anderen Bilaterien nur die Gastrula gemein haben.



torien. Die Augenflecke der Rotatorien bleiben bei der Abspaltung des oberen Schlundganglions vom Ectoderm, meist mit dem ersteren in Zusammenhang, und wenn diese beiden halbkugelförmigen, nach aussen divergirenden Pigmentflecke, wie dies öfters vorkommt, mit einander verschmelzen, bilden sie den „x-förmigen" Augenfleck der Rotatorien; an demselben ist aber noch die Duplicität der lichtbrechenden Körper zu constatiren.

Auch die Augen der Molluskenlarven, welche an der Scheitelplatte sich entwickeln, sind wahrscheinlich den primären Augen der Trochophora homolog.

Auch die Tentakeln der Mollusken scheinen mit den primären Tentakeln der Anneliden, welche am Vorderende des Körpers entstehen, homolog, d. h. von derselben Urform ererbt zu sein.

C. Darmcanal.

Der Darmcanal ist sowohl bei den Annelidenlarven, als auch bei den Molluskenlarven und den Rotatorien auf dieselbe Grundform zurückzuführen.

Die Lagerung der Mundöffnung auf der Bauchseite und ihre Beziehung zum Wimperapparate sind schon oben hervorgehoben worden.

Der Darmcanal zeigt typisch drei Abschnitte: Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm.

Der Vorderdarm und Hinterdarm sind vom Ectoderm aus gebildet, der Mitteldarm allein entsteht aus dem Entoderm.

Der Wimperreussenapparat, der an der inneren Mündung des Vorderdarms der Polygordiuslarve beschrieben wurde, kommt auch vielen anderen Annelidenformen zu, und scheint mir überhaupt von phylogenetischer Bedeutung zu sein.

Die Lage der Afteröffnung ist von besonderer morphologischer Wichtigkeit.

Der After der Polygordiuslarve liegt hinter den Urzellen des Mesoderms, die am Hinterende der Mesodermstreifen liegen. Ich fasse die Region von der Scheitelplatte bis zu den grossen Mesodermzellen als Bauchfläche auf. Der After gehört demnach der Rückenfläche an, und es kommt vor, dass er sowohl bei Anneliden, als auch bei Mollusken und Rotatorien an der Rückenfläche ziemlich weit nach vorne rückt.

D. Leibeshöhle.

Bei der Trochophoralarve der Anneliden und Mollusken und bei den Rotatorien finden wir eine geräumige Leibeshöhle, die in

ihrem Verhalten zu den Organen, sowie in ihrer Entwicklung bei allen diesen Formen übereinstimmt.

Diese Leibeshöhle, die wir in gleicher Weise noch bei anderen niederen Bilaterien und bei vielen Larvenformen entwickelt finden, ist zu unterscheiden von der definitiven Leibeshöhle des Rumpfes bei den Anneliden (Gephyreen), Arthropoden, Mollusken und Wirbelthieren. Wir wollen sie, im Gegensatze zu den letzteren Bildungen, nach dem Vorgange von Claus[1]) als primäre Leibeshöhle bezeichnen.

Die primäre Leibeshöhle trennt, als perienterische Höhle, die zwei ineinander geschachtelten Röhren, den Darmcanal und die Leibeswand von einander; sie ist durch keinerlei Dissepimente oder Mesenterien in getrennte Höhlen abgetheilt. Der wesentliche Charakter der primären Leibeshöhle, durch welchen sie sich von der secundären Rumpfhöhle der höheren Bilaterien unterscheidet, wird am besten durch die Entwicklungsgeschichte klargelegt. Die primäre Leibeshöhle entsteht durch einfache Abhebung des Entoderms von den anderen zwei Keimblättern.

Das Entoderm der Trochophora und der niedrigen Bilaterien steht mit dem Mesoderm in keiner Verbindung, der Mitteldarm entbehrt der Muskelschichte. Die primäre Leibeshöhle wird demnach von dem Entoderm einerseits und vom Ectoderm und Mesoderm andererseits begrenzt. Die Muskeln durchziehen frei die Leibeshöhle, inseriren sich aber alle am Ectoderm, theils an der Leibeswand, theils an dem vom Ectoderm gebildeten Vorder- und Hinterdarm.

Ganz anders als diese primäre Leibeshöhle verhält sich die secundäre Rumpfhöhle der höheren Bilaterien; diese entsteht stets durch Spaltung des Mesoderms, sie ist stets zwischen Darmfaserplatte und Hautmuskelplatte gelegen. Sie scheint ferner stets ihrer Entwicklung nach in zwei vollkommen getrennten Hälften, einer rechten und einer linken, zu entstehen, und ist auch oft bleibend durch ein dorsales und ein ventrales Mesenterium des Darmes in zwei vollkommen getrennte Hälften geschieden.

In der Entwicklungsgeschichte von Polygordius konnten wir die primäre und secundäre Leibeshöhle zu gleicher Zeit bestehen sehen. Die primäre Leibeshöhle persistirt in reducirter Form als Kopfhöhle des Polygordius (ebenso bei den anderen Anneliden und wahrscheinlich auch bei den Mollusken).

---

[1]) C. Claus, die Typenlehre oder E. Häckels sog. Gastraeatheorie. Wien 1874, pag. 17 und 18.

Das „Cölom“ Häckel's ist demnach, in dem von ihm aufgestellten Umfang, kein einheitlicher Begriff, und die Eintheilung der Bilaterien in Acoelomier und Coelomaten ist unhaltbar.

E. Die Gebilde des mittleren Keimblattes.

Von den Gebilden des mittleren Keimblattes sind es die Muskeln und der Excretionsapparat, die wir vorerst in Betracht ziehen und deren Bau und Lagerung bei der Trochophoraform der Anneliden, Mollusken und Rotatorien wir hier näher erörtern wollen.

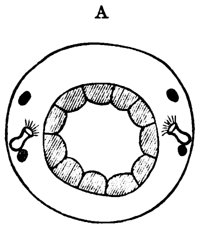
Wir werden auch bei diesen Gebilden typische Uebereinstimmung in allen drei Gruppen finden.

Wir unterscheiden, ausser den Muskelfasern die am Vorder- und Hinterdarm und am Velum sich inseriren, Längsmuskelzüge, welche zur Bewegung oder Gestaltveränderung des Körpers im Allgemeinen dienen. Diese Längsmuskelzüge lassen sich stets in dorsale und ventrale Längsmuskeln eintheilen; zwischen beiden, in der Seitenlinie, verläuft der Excretionscanal, der ursprünglichste Theil des Excretionsapparates.

Das einfachste Verhalten zeigen wohl die Längsmuskelzüge der Trochophora von Polygordius, der dorsale und ventrale Muskel ist da von einer einzigen Zelle gebildet. — Nebenstehend ist ein schematischer Querschnitt der Trochophora von Polygordius dargestellt.

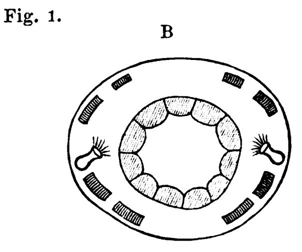
Fig. 1.

A



Schematischer Querschnitt der Trochophora von Polygordius.

B



Schematischer Querschniit einer Rotatorie.

Die Verhältnisse der Rotatorien lassen sich auf dieselbe Grundform zurückführen, wie aus dem anderen Schema ersichtlich ist.

Wir wollen hier noch näher auf die Vergleichung des Nierenapparates der Trochophoraformen eingehen.

Jener Apparat von verzweigten, mit Trichteröffnungen in der Leibeshöhle beginnenden Excretionscanälen, den wir bei der Polygordiuslarve kennen gelernt haben, stimmt in seinem Bau und seiner Lagerung in der Seitenlinie so auffallend mit dem der Rotatorien überein, dass an der Homologie dieser Organe kein Zweifel sein kann.

Aber auch bei den Mollusken sind ganz ähnliche Organe bekannt geworden; sie sind als Urnieren der Süsswasserpulmonaten

beschrieben; diese Organe zeigen mit jenen der Trochophora von Polygordius typische Uebereinstimmung in Bau und Lage. [1])

Auch in ihrem histologischen Baue stimmen die Excretionscanäle wesentlich überein. Es sind stets flimmernde Canäle, die von einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Zellen gebildet sind; das Vorkommen durchbohrter Zellen scheint bei diesen Organen ein allgemein verbreitetes zu sein.

Eine Schwierigkeit der Vergleichung muss ich hier hervorheben. Die Excretionscanäle münden nämlich bei der Polygordius- und Molluskenlarve ziemlich weit vorne und der Bauchseite genähert nach aussen, bei den Rotatorien erstrecken sich dieselben bis nach hinten und münden in der den Endabschnitt des Darmcanals bildenden Ectodermcloake. — Wie ist nun dieser Unterschied zu erklären? Es kommen hier verschiedene Fragen in Betracht. — Ist etwa nur der Kopfabschnitt der Trochophoralarve einer Rotatorie zu vergleichen, der Rumpfabschnitt aber als Knospenanlage aufzufassen? Dies führt auf die oben auseinandergesetzte Theorie der Knospung und Individualität des Metamers zurück. Die Entscheidung hängt mit der Entscheidung dieser Theorien zusammen.

Oder ist etwa durch die Cloakenbildung der Rotatorien eine so ausgedehnte Ectodermregion (die früher der Oberfläche angehörte) mit einbezogen, dass auch die Mündungsstellen der Excretionsorgane mit betroffen wurden?

Oder ist endlich bei den Rotatorien zu dem ursprünglichen Excretionsapparate, der Kopfniere, eine secundäre Rumpfniere hinzugekommen und die Ausmündung in der Cloake eine secundär entstandene?

Alle diese Fragen werden wohl durch die Untersuchung der Rotatorienentwicklung ihre Erledigung finden können.

Die Homologie des Excretionsapparates der Rotatorien mit jenem der Trochophora der Anneliden und der Mollusken kann bei der sonstigen grossen Uebereinstimmung in Bau und Lagerung dieser Organe schon jetzt als gesichert angesehen werden.

Die Anordnung der Längsmuskeln des Körpers in dorsale und ventrale Züge, zwischen welchen beiden die Excretionscanäle in der Seitenlinie gelegen sind, repräsentirt ein sehr ursprüngliches Verhalten, welches sich bei allen Bilaterien in mehr oder

[1]) Fol, Sur le développement des gastéropod. pulm., und Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge etc. (l. c.).



minder modificirter Form erhalten findet. Auch die Verhältnisse im Rumpfe der Anneliden (und Wirbelthiere) bilden sich im Anschluss an diese primären Verhältnisse der Trochophora aus, sie sind trotz der viel höheren Ausbildungsstufe auf dieselbe typische Anordnung zurückzuführen.

Bei Erörterung der Mesodermgebilde müssen wir auch auf die Geschlechtsorgane Rücksicht nehmen.

Die Ableitung der Geschlechtsproducte vom Mesoderm wird wohl für alle Bilaterien giltig sein. Ich glaube diese Ansicht wenigstens durch meine Beobachtungen an Pedicellina und Polygordius weiter gestüzt zu haben und ich habe es auch versucht, durch die Histiogenese diese Ansicht theoretisch zu begründen. Die specielle Vergleichung der Geschlechtsorgane bei den verschiedenen Trochophoraformen bietet aber die grössten Schwierigkeiten, da nur die Rotatorien auf einer annähernd niedrigen Entwicklungsstufe verharren, die Trochophora der Anneliden und Mollusken aber nur eine vorübergehende Larvenform ist.

Es müssen zwar auch in der Larve Theile existiren, die den Geschlechtsorganen der Rotatorien entsprechen; ich will nur auf die Mesodermstreifen hindeuten. Ein näheres Eingehen auf diese höchst schwierigen Fragen würde aber bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse zu allzu hypothetischen Betrachtungen führen. — Ich will nur hervorheben, dass die Geschlechtsdrüsen jedenfalls ursprünglich symmetrisch, in doppelter Zahl vorhanden waren; bei den Rotatorien ist durch einseitige Rückbildung nur eine einfache Geschlechtsdrüse zur Ausbildung gekommen.

Folgende Thatsache wird vielleicht späterhin als Grundlage einer theoretischen Vergleichung dienen können.

Bei den Rotatorien (und auch bei anderen Formen mit primärer Leibeshöhle) finden sich geschlossene Geschlechtsdrüsen, in deren Höhlung die Geschlechtsproducte fallen. Bei den Anneliden, wo unter Rückbildung der primären Leibeshöhle der Trochophora eine secundäre Leibeshöhle im Mesoderm entsteht, bilden sich die Geschlechtsproducte unmittelbar an der Wandung dieser Leibeshöhle und gelangen bei ihrer Reife direct in dieselbe. Die secundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niedrigeren Formen.

F. Entwicklungsgeschichte der Trochophora.

Die Annelidenlarve, Molluskenlarve und Rotatorie liessen sich auf eine gemeinschaftliche Grundform, die Trochophora,

zurückführen. Es ist dies durch die Abstammung dieser drei Gruppen von einer gemeinschaftlichen Urform zu erklären; wir wollen diese phylogenetische Stammform als Trochozoon bezeichnen.

Wir werden erwarten, dass die Entwicklungsgeschichte der Rotatorien, Mollusken und Anneliden bis zu dem Stadium der Trochophora in den wesentlichen Punkten eine grosse Uebereinstimmung zeigen müsse, wenn auch für jede Gruppe besondere charakteristische Bildungen auftreten. Wir wollen hier die wesentlichsten Punkte aufzählen, welche wir für allgemeine Eigenthümlichkeiten der Trochophora-Entwicklung halten müssen; inwieweit die weitere Entwicklung in den drei Gruppen auseinandergeht und zu verschiedenen Endformen führt, wollen wir späterhin auseinandersetzen.

Die polare Differenzirung der Eizelle, der Furchungsstadien, und der Blastula halte ich für eine gemeinsame Eigenthümlichkeit aller Metazoen.

Bei den Bilaterien wird die Blastula einen bilateral symmetrischen Bau zeigen.

Nachdem die Einstülpung der vegetativen Hälfte der Blastula in die animale erfolgt ist, tritt die Schliessung des Gastrulamundes ein.

Die Schliessung des Gastrula-Mundes erfolgt, wie ich vermuthe, bei allen Bilaterien durch Verwachsen der Mundränder längs der Medianlinie, bei den Rotatorien und Mollusken wird wie bei den Anneliden der Schliessungsspalt, Gastrularaphe, der späteren Bauchseite entsprechen.

An dem hinteren Rande des Gastrulamundes liegen zwei Zellen, in der Medianebene einander berührend, die eine nähere Verwandtschaft zum Entoderm als zum Ectoderm zeigen; es sind dies die Urzellen des Mesoderms, die bei der Schliessung des Gastrulamundes durch Umwachsung zwischen die beiden anderen Keimblätter gelangen.

Das Vorderende des Gastrulaspaltes entspricht genau der Stelle, wo der secundäre Mund entsteht. — Die Gastrularaphe entspricht demnach der Linie, welche zwischen dem secundären Munde und den am Hinterende des Bauches, dicht vor dem After, gelegenen Urzellen des Mesoderms gezogen wird.

Der Vorderdarm entsteht durch Einstülpung vom Ectoderm aus; etwas später bildet sich der Hinterdarm ebenfalls vom Ectoderm.

Die Urzellen des Mesoderms liefern durch Vermehrung zwei Mesodermstreifen, welche in den Seiten des Körpers, etwas der Bauchseite genähert, und stets dicht am Ectoderm gelegen sind. [1]) Sie erstrecken sich bis in das Vorderende des Körpers und sind am Hinterende durch die zwei grossen Urzellen des Mesoderms abgeschlossen, die noch ihre ursprüngliche Lage beibehalten haben. Da diese Bildung schon sehr frühzeitig auftritt, so werden wir erwarten, diese charakteristisch gebauten Mesodermstreifen, wie sie der Trochophora der Anneliden zukommen, auch bei der Entwicklung der anderen Trochophoraformen zu finden.

Die Mesodermstreifen beginnen sich von vorne angefangen zu differenziren und liefern die Muskeln des Oesophagus, die ventralen und dorsalen Längsmuskeln und den in der Seitenlinie gelegenen Excretionscanal.

Durch Abhebung des Entoderms von den anderen zwei Blättern entsteht die primäre Leibeshöhle.

Die Uebereinstimmung in der Entwicklungsweise des Apparates der oralen Wimperkränze haben wir schon hervorgehoben.

Die Scheitelplatte, der ursprünglichste Theil des Centralnervensystems aller Bilaterien (mit Ausnahme der Echinodermen), entsteht als eine Ectodermverdickung, welche genau am Vorderende des Körpers, bei der Trochophora in der Mitte des vom Flimmerapparate abgegrenzten Scheitelfeldes liegt.

Die Organisation der Trochophora von Polygordius wirft ein Licht auf die phylogenetische Entstehung der Scheitelplatte.

Die Ectodermzellen der vorderen Körperhälfte sind durch ein reich verästeltes Nervennetz in Beziehung zu einander gesetzt. Diese Nervenverästelungen streben aber einer besonders ausgezeichneten centralen Ectodermpartie zu. Wodurch ist diese Ectodermpartie, die Scheitelplatte nämlich, vor den anderen Ectodermregionen ausgezeichnet? — Die Scheitelplatte, welche das Vorderende des Körpers einnimmt, trägt die Sinnesorgane der Larve. — Die Scheitelplatte ist von einer Anhäufung von Ectodermzellen gebildet, welche zum Theil direct in besonders differenzirte Sinnesorgane umgewandelt sind, zum Theil aber eine sensitive Platte bilden, die zu jenen Sinnesorganen unzweifelhaft in physiologischer Beziehung steht. Die Scheitelplatte ist demnach als eine Sinnes-

[1]) **Rabl**, der zuerst auf die Wichtigkeit der Urzellen des Mesoderms hinwies (Ontogenie der Malermuschel), stellte auch ein ursprünglich aus zwei streifenförmigen Anlagen bestehendes Mesoderm, als charakteristisch für alle Bilaterien auf.

platte aufzufassen, in welcher die Sinnesfähigkeiten des Ectoderms besonders centralisirt sind.

Wie werden wir uns die phylogenetische Entstehung dieser Sinnesplatte vorstellen? — Durch Theilung der Arbeit ist zuerst eine bestimmte Ectodermstelle zu höherer Sinnesthätigkeit gelangt als die anderen Theile des Ectoderms. Weiterhin kam es in der phylogenetischen Entwicklung zur Ausbildung von Sinnesorganen an dieser Ectodermplatte. — Es war hiemit eine Sinnesplatte entstanden.

Durch die Ausbildung einer bestimmten Ectodermstelle zu einer Sinnesplatte ist nun entweder in einem schon vorhandenen Nervennetz, das die Ectodermzellen des Körpers in wechselseitige Beziehung setzte („Beziehungsapparat“), eine Centralisirung nach jenem Punkte hin eingetreten, oder aber es ist erst von dieser Sinnesplatte aus der Apparat der peripherischen Nerven entstanden.

Jedenfalls ist aber die Entstehung des ältesten Theiles des Centralnervensystems der Bilaterien (mit Ausschluss der Echinodermen) auf die Ausbildung einer Sinnesplatte zurückzuführen.

Die Innervirung der Muskeln von der Sinnesplatte aus scheint mir erst secundär entstanden zu sein. — Die phylogenetische Entstehung des Muskelapparates und Nervensystems durch Differenzirung von Neuromuskelzellen, wie dieselbe in der von Kleinenberg [1]) aufgestellten und von Häckel energisch vertretenen Theorie gelehrt wird, findet in den Vorgängen der Ontogenie der Bilaterien nicht die geringste Stütze. Aber auch für den engeren Kreis der Cölenteraten ist diese Theorie nicht zutreffend, wie neuerdings von Claus [2]) und von Oscar und Richard Hertwig [3]) erörtert wurde.

IV. Capitel. System der Bilaterien.

Auf Basis der specielleren Erörterungen, die in den vorhergehenden Capiteln ihren Platz gefunden, wollen wir zu einer vergleichenden Betrachtung der einzelnen Classen der Bilaterien

---

[1]) Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.

[2]) Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria, Denkschriften der Akad. d. Wissensch. Wien 1877; ferner Claus, Halistemma tergestinum etc., Wien 1878, Separatabdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Instituts zu Wien.

[3]) Oscar Hertwig und Richard Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878.

in Bezug auf ihren Bau, ihre Entwicklung und ihre phylogenetischen Beziehungen übergehen.

Vorerst wollen wir uns aber über die Stellung der Bilaterien zu den anderen Metazoen orientiren.

Die Bilaterien zeichnen sich stets durch den Besitz dreier Keimblätter aus. Das mittlere Keimblatt derselben ist eine Bildung von ganz charakteristischer Bedeutung, wie zuerst Rabl hervorgehoben hat, der die Entwicklung des Mesoderms der Bilaterien aus zwei bilateral angeordneten Ur-Mesodermzellen als den ursprünglichen Typus der Mesodermbildung bei den Bilaterien aufstellte.

Die Mesodermgebilde der Nesselthiere (Cölenteraten) sind jenen der Bilaterien nicht homolog. Doch ist auch das Mesoderm der Spongien jenem der Nesselthiere nicht homolog, und es ist die Trennung dieser beiden, in jüngster Zeit meist vereinigten Gruppen schon aus diesem Grunde unabweislich. [1])

Bei den Nesselthieren (Cölenteraten) ist nicht immer eine Mesodermschichte [2]) vorhanden. Die niedrigsten Cölenteratenformen (Hydroida) sind vielmehr nur zweischichtige Thiere. — Durch Differenzirung vom Ectoderm aus entsteht nun (innerhalb der Classe der Cölenteraten) ein Mesodermgewebe, das theils als Muskelgewebe, theils als Stützgewebe fungirt. Gechlechtsproducte entstehen bei den Cölenteraten niemals auf Kosten dieses Mesoderms.

Das Mesodermgewebe der Spongien scheint stets die Geschlechtsproducte zu liefern. Es ist aber zweifelhaft, ob dieses Mesoderm als besondere Körperschichte oder nur als tieferes Stratum des Ectoderms aufzufassen ist.

Das Mesoderm der Bilaterien ist von so charakteristischer Entwicklungsweise, dass es als eine besondere, nur dieser Gruppe zukommende Bildung zu betrachten ist.

Die Bilaterien haben demnach mit den übrigen Metazoen nur das Gastrulastadium gemeinsam und gehen von der Bildung des Mesoderms an ihre besonderen Wege der Entwicklung.

Ich bin zu der Ansicht gekommen, dass auch die Echinodermen von derselben gemeinschaftlichen Urform abstammen, wie

---

[1]) Neuerdings hat Bütschli dieselbe Ansicht geäussert (Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten und einiger verwandten Organismen, Zeitschr. f. wiss. Zool. XXX. Bd.).

[2]) Man kann — wie Häckel hervorgehoben hat — nur dort von einem Mesoderm reden, wo es als eine besondere Zellschichte sich gesondert hat.



die anderen Bilaterien, und dass sie daher, wenn sie auch allen anderen Classen der Bilaterien gegenüberzustellen sind, dennoch dieser Abtheilung der Metazoen untergeordnet werden müssen.

Wir wollen, indem wir zu der specielleren Betrachtung der Bilaterien übergehen, mit der Erörterung der Echinodermen beginnen.

Echinodermen.

Die Mesodermbildung der Echinodermen geht zwar von einer ähnlichen Stelle der Keimblase aus, wie die Sonderung der Mesoderm-Urzellen bei anderen Bilaterien, aber es ist bisher noch nicht die bilaterale Anordnung des Mesodermkeims der Echinodermen beobachtet. Es muss dieser Punkt noch bei künftigen Untersuchungen geprüft werden.

Die weitere Entwicklung der Echinodermen führt zu einer streng bilateral symmetrischen Larvenform, die in ihrem Baue die unzweifelhaftesten Beziehungen zu den anderen Bilaterien zeigt.

Von Huxley [1]) wurde der Versuch gemacht, die Echinodermenlarve und die Trochophoraform der Annelidenlarve auf dieselbe Grundform zurückzuführen. Seiner Anschauung schliesst sich Gegenbaur [2]) an und neuerdings hat Ray-Lankester [3]) diese Theorie noch weiter ausgebaut.

Auf Basis unserer jetzigen genaueren Kenntniss der Trochophoraform wollen wir den Vergleich der Echinodermenlarve mit derselben genauer prüfen.

So wie wir für die Annelidenlarven einen ursprünglichen Typus auffinden konnten, von welchem alle abweichenden Annelidenlarven abzuleiten sind, so können wir auch bei den Echinodermen durch Vergleichung den ursprünglichsten Typus, von welchem alle anderen Larvenformen der Echinodermen abzuleiten sind, auffinden. Ich halte die Pluteuslarve für jenen ursprünglichsten Typus.

Es wird aber für die morphologische Betrachtung zweckmässiger sein, uns die reducirte, einfacher gebaute Auricularia vor Augen zu halten.

Der Darmcanal der Echinodermenlarve stimmt mit jenem der Trochophora vollkommen überein. Er besteht aus drei Abtheilungen: Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm. Der Vor-

---

[1]) Huxley l. c.

[2]) Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

[3]) Ray-Lankester, Notes on Embryology und Classification. Quarterl. Journ. of Micr. Scienc. 1877.



derdarm ist, wie bei der Trochophora, vom Ectoderm aus gebildet. Die Mundöffnung liegt an der ventralen Körperseite vom Vorderende des Körpers ziemlich entfernt.

Der Vorderdarm ist etwas nach vorne gerichtet und scharf gegen den nach hinten verlaufenden Mitteldarm abgesetzt. An diesen schliesst sich der Hinterdarm, welcher mit der nahe am hinteren Körperpole gelegenen Afteröffnung nach aussen mündet. Es ist zu vermuthen, dass auch der Hinterdarm vom Ectoderm abzuleiten sei.

Der Darmcanal stimmt demnach mit dem der Trochophora auffallend überein.

Andere Organe aber, deren Ausbildung für die Trochophora charakteristisch ist, fehlen der Echinodermenlarve gänzlich. Es sind dies vor Allem die Scheitelplatte und die Excretionsorgane. — Auch die Vergleichung des Apparates der oralen Wimperkränze der Trochophora mit der rücklaufenden Wimperschnur der Echinodermenlarve scheint mir nicht stichhältig zu sein, obzwar gerade dieser Vergleich den wesentlichsten Punkt der von Huxley aufgestellten und von Gegenbaur und Ray-Lankester vertretenen Theorie bildet.

Der Flimmerapparat der Trochophora ist auf eine von zwei Geisselreihen begleitete adorale Wimperrinne zurückzuführen, die eine ganz charakteristische Lage und eine charakteristische Anordnung der Zellen zeigt.

Die Huxley-Gegenbaur'sche Ableitung dieses Wimperapparates von der rücklaufenden Wimperschnur ist wohl nicht direct widerlegbar, sie erscheint mir aber unwahrscheinlich. [1])

Von Scheitelplatte und Excretionscanälen, welche nicht nur für die Trochophora, sondern auch für alle übrigen Bilaterien typische Organe sind, finden wir bei den Echinodermenlarven keine Spur. Es müssen deshalb die Echinodermen allen anderen Bilaterien gegenübergestellt werden. In Betreff der Mesodermbildung und in Bezug auf den charakteristisch gebauten Darmcanal scheint die Echinodermenlarve aber mit den niedrigen Bilaterien (Trochophoralarve) übereinzustimmen. Wir werden sie demnach mit den übrigen Bilaterien von einer gemeinschaftlichen

[1]) Ich will hier hervorheben, dass die Darstellung von Claparède und Metschnikoff (l. c.), nach welcher der postorale Flimmerkranz von Nepthys allmählich an das Hinterende der Larve rücken soll, ohne Zweifel unrichtig ist (wie die Vergleichung mit der Polygordiuslarve beweist).



Stammform ableiten, die schon jenen charakteristischen Darmcanal besass.

Die Echinodermen nahmen von jener gemeinschaftlichen Stammform aus ihre besondere Richtung, es treten in ihrer weiteren Entwicklung ganz besondere Organe auf. Die Stammeltern der anderen Bilaterien aber sind durch die Ausbildung der Scheitelplatte und der Excretionscanäle charakterisirt.

Die weitere Entwicklung der Echinodermen ist durch die vom Entoderm ausgehende Bildung des vasoperitonealen Apparates und ferner durch die Umbildung der bilateralen in eine scheinbar radiäre Körperform ausgezeichnet.

Wir wollen hier nicht noch weiter auf die Ausbildung der Organsysteme eingehen. Die Umbildung der Körperform aber, welche die Echinodermenlarve erfährt, müssen wir noch näher erörtern und in ihrer phylogenetischen Bedeutung zu erklären suchen.

Die Crinoideen galten schon früher, namentlich vom paläontologischen Standpunkte aus, für die ältesten Echinodermen.

Es ist nun, nachdem neuerdings, besonders durch die schönen Untersuchungen Ludwig's,[1]) ihre Organisation genauer bekannt geworden ist, kaum mehr zweifelhaft, dass wir die Crinoideen und zwar die festsitzenden Formen derselben als die ältesten und ursprünglichsten der jetzt lebenden Echinodermen anzusehen haben. Es sind alle Echinodermen von einer crinoidenartigen, festsitzenden Stammform abzuleiten.

Die Stammeltern der Echinodermen aber haben eben durch die Festsetzung die scheinbar radiäre Ausbildung der Körperform erworben.

Wir können es bei vielen bilateral symmetrisch gebauten Thieren beobachten, dass die Festsetzung zu einer scheinbar radiären Umbildung der bilateralen Körperform führt, welche Umbildung vom freien Körperende ihren Ausgang nimmt.

Diese Erscheinung ist leicht daraus zu erklären[2]), dass das festsitzende Thier, welches nach allen Seiten hin gleichen Bedingungen in Bezug auf die äusseren Einflüsse und das Erhaschen der Nahrung Rechnung tragen muss, die beschränkte Beweglichkeit durch allseitig gleichmässige Ausbildung äusserer Organe ersetzt.

---

[1]) H. Ludwig, Beiträge zur Anatomie der Crinoideen, Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXVIII. und Zur Anatomie des Rhizocrinus lofotensis, Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXIX.

[2]) Vergl. Bergmann und Leuckart, Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Stuttgart 1852, pag. 394.

Diese Anpassung an die durch die Festsetzung bedingte Lebensweise finden wir z. B. bei den Bryozoen, bei festsitzenden Anneliden und festsitzenden Rotatorien. Eine neuerdings von Moseley beschriebene Ascidienart, Octacnemus bythius, zeigt dieselbe Erscheinung in ausgeprägter Weise. Auch bei den festsitzenden Infusorien können wir Aehnliches beobachten.

Wenn wir uns auch keine bestimmtere Vorstellung über jene phylogenetischen Stadien der Echinodermen machen können, welche sich an die Festsetzung angepasst und die pseudoradiäre Körperform erworben haben, so wird doch durch die Anwendung dieser physiologisch wohlbegründeten Theorie die Ontogenie der Echinodermen, wie wir dieselbe vor unseren Augen ablaufen sehen, in ihren allgemeinen Zügen eine Erklärung finden.

Bei den Echinodermen hat die pseudoradiäre Umbildung, die wohl ursprünglich nur die peripherischen Organe betraf, schliesslich auf die meisten Organe sich erstreckt und den gesammten Körperbau tief beeinflusst.

In manchen Fällen sehen wir bei festsitzenden Thieren die Umbildung des vorderen Körperendes von der bilateralen zur pseudoradiären Form auf Kosten der einen Körperseite erfolgen, während die andere einer Rückbildung unterliegt, also durch eine asymmetrische Entwicklung. Ein gutes Beispiel hiefür bietet der Tentakelapparat von Spirographis.

Vielleicht liegt bei den Echinodermen ein ähnliches Verhalten vor, denn in der Ontogenie derselben sehen wir die Umbildung der bilateralen zur pseudoradiären Form meist durch asymmetrische Entwicklung erfolgen.

Ich will nochmals die Hauptpunkte dieser Erörterung über die Echinodermen hervorheben:

1. Die Echinodermen sind den Bilaterien unterzuordnen.
2. Die Verwandtschaft der Echinodermen mit den anderen Bilaterien ist auf jene gemeinschaftliche Stammform zurückzuführen, welche die bilaterale Körperform, die charakteristische Mesodermbildung und die drei Darmabschnitte besass. In der weiteren Entwicklung zeigen die Echinodermen typische Abweichung von den anderen Bilaterien.
3. Die Echinodermen sind auf eine festsitzende Stammform zurückzuführen.
4. Die pseudoradiäre Körperform ist durch Anpassung an die durch Festsetzung bedingte Lebensweise erworben worden.

Die Theorie Häckel's, welcher die Echinodermen von einer



knospenden, annelidenähnlichen Form ableiten will, wird durch die Entwicklung des vasoperitonealen Apparates widerlegt.

Die Theorie von Agassiz und Metschnikoff, welche die Echinodermen auf die Ctenophoren zurückführen wollen, vernachlässigt die Grundform der Echinodermenlarve und ist daher ebenfalls zurückzuweisen.

Trochozoon.

Wir hatten bei Erörterung der Trochophora die ontogenetische Form, auf welche sich die Annelidenlarven, Molluskenlarven und Rotatorien zurückführen lassen, von einer phylogenetischen Stammform, aus welcher sich diese Thiergruppen entwickelten, abgeleitet. Wir haben diese Stammform als Trochozoon bezeichnet.

Die Rotatorien stehen in ihrer Organisation jener Stammform, dem Trochozoon, noch sehr nahe. Aber auch die anderen niederen ungegliederten Würmer lassen sich in ihrem Bau und ihrer Entwicklung auf wesentlich dieselbe Grundform zurückführen. Es ist nun bei jenen Formen, die in ihrer Entwicklung den Apparat der oralen Wimperkränze nicht zeigen (Gastrotrichen, Nematoden), die Abstammung vom Trochozoon nicht mit Sicherheit zu beweisen, wohl aber ist die nahe Verwandtschaft mit demselben aus der grossen Uebereinstimmung des Baues und der Lagerung der Organe zu ersehen. Man könnte jene niedrig organisirten, ungegliederten Formen, die in unzweifelhaft naher Verwandtschaftsbeziehung zu einander stehen, als Urwürmer oder Vermes archicoelomata bezeichnen, da sie noch die primitive Leibeshöhle besitzen.

Die Platoden schliessen sich in ihrer Organisation an diese niedrigsten Formen der Würmer an, wenn sie auch in mancher Beziehung complicirtere Differenzirungen zeigen. Da bei ihnen die Leibeshöhle meist rückgebildet ist, möchte ich sie als Vermes acoelomata der ersten Gruppe gegenüberstellen.[1])

Die Nemertinen und Bryozoen, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu den anderen Classen der Bilaterien noch nicht klargelegt sind, mag man immerhin noch provisorisch der Gruppe der Vermes einreihen.

Die Mollusken, deren Abstammung vom Trochozoon nicht zu bezweifeln ist, werden bei ihrem scharf ausgeprägten Cha-

[1]) Wir finden wohl bei vielen Platoden noch Reste der Leibeshöhle vor, doch ist eine Rückbildung der Leibeshöhle für diese Gruppe immerhin charakteristisch.

rakter immer den Rang einer gesonderten Gruppe behaupten. Die Brachiopoden, deren Stellung zwar noch nicht gesichert ist, mögen vorläufig als Molluskoiden eine Anhangsgruppe der Mollusken bilden.

Die Anneliden müssen aus demselben Grunde, der für die Mollusken geltend gemacht wurde, von den Würmern getrennt werden und als selbstständiger Typus gelten.

Wir werden weiterhin erörtern, dass die Arthropoden und die Wirbelthiere mit den Anneliden von einer gemeinschaftlichen gegliederten Urform abzuleiten seien. Es stammen daher auch diese Gruppen vom Trochozoon ab, welches also als die Stammform aller Bilaterien, mit Ausnahme der Echinodermen, zu betrachten ist. [1])

Rotatorien.

Die Rotatorien stehen unzweifelhaft der uralten Stammform, die wir als Trochozoon bezeichneten, in ihrer Gesammtorganisation noch sehr nahe.[2])

Die Eigenthümlichkeiten ihrer Körperform — die äussere Gliederung, der fussförmige Schwanzanhang, der zurückziehbare Vorderkörper — sind keine durchgreifenden Merkmale der Rotatorien, und manche Rotatoriengattungen weichen in der äusseren Körperform nicht wesentlich von den Trochozoon ab (Trochosphaera aequatorialis, Microdon clavus).

In Bezug auf die innere Organisation zeigen die Rotatorien mancherlei charakteristische Bildungen, durch welche sie von der Urform, dem Trochozoon, abweichen.

Das obere Schlundganglion findet sich stets vom Ectoderm gesondert im Inneren der Leibeshöhle. Im Vorderdarm hat sich ein mit einem Zahnapparat versehener Kaumagen differenzirt; auch gewisse Anhangsdrüsen des Darmes („Speicheldrüsen") sind für die Rotatorien charakteristisch. Der Erectionsapparat mündet mit dem Hinterdarm gemeinschaftlich in eine Cloake. Die Gattung Seison zeigt vielleicht hierin noch ein ursprünglicheres Verhalten. Dieser unzweifelhaft zu den Rotatorien gehörigen Form fehlt die

---

[1]) Semper (l. c.) kommt zu einem ähnlichen Schlusse; doch gilt ihm die Trochosphaera nur als eine Keimblase, an welcher durch innere Knospung der Keimstreif entsteht. Meine Ableitung ist daher von der Semper'schen wesentlich verschieden.

[2]) Vergl. Huxley l. c., Ray-Lankester l. c., Bütschli, Untersuchungen über freileb. Nematoden, Semper l. c., u. a.



Cloake, und die Excretionscanäle scheinen an der Bauchseite zu münden.[1])

Cephalotricha.

Die Gastrotrichen werden wohl am besten mit den Echinoderen, nach dem Vorschlage Bütschli's zur Classe der Cephalotrichen vereinigt.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gastrotrichen sind neuerdings mehrfach erörtert worden. In ihrem Bau ist derselbe Grundtypus ausgeprägt, wie bei den Rotatorien. Nach unseren jetzigen Kenntnissen von dem Bau der Ichthydinen müssen wir diese Gruppe für ursprünglicher und tiefer stehend halten, als die der Rotatorien, namentlich mit Rücksicht auf die niedere Ausbildungsstufe ihrer Muskulatur.

Obwohl in der Entwicklung der Ichthydinen kein Velum nachgewiesen ist, so ist es doch sehr wahrscheinlich, dass auch diese Gruppe und mithin die gesammten Cephalotrichen vom Trochozoon abzuleiten seien.

Nematoden.

Die unzweifelhaft nahe Verwandtschaft der Nematoden zu den Urwürmern oder Rotatorien ergibt sich am besten aus der Vergleichung des Körperquerschnittes. Wir sehen hier dieselbe Anordnung der Muskulatur und der Excretionscanäle. Dem Mitteldarm der Nematoden fehlt die Muskelschichte. Die Leibeshöhle ist demnach als primäre Leibeshöhle zu bezeichnen.

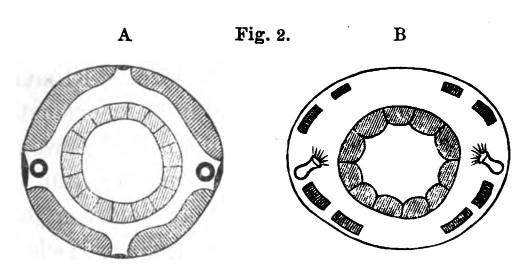


Fig. 2.

Schematische Querschnitte.
A Eines Nematoden, B Einer Rotatorie.

Wir wollen nun einige Eigenthümlichkeiten der Nematoden hervorheben, durch welche sie von der Urform der Würmer, dem Trochozoon, am auffallendsten abweichen.

Die Flimmercilien, welche bei dem Trochozoon den Epithelien des Ectoderms und Entoderms, sowie den Zellen der Excretionscanäle zukamen, sind bei den Nematoden gänzlich rückgebildet.

---

[1]) Claus, Ueber die Organisation und systematische Stellung der Gattung Seison. Aus der Festschrift zur Feier des fünfundzwanzigjährigen Bestehens der k. k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, 1876.

Der Mangel der Flimmerbewegung ist mit einer allgemeinen Veränderung der Körperform verbunden. Die Bewegung des Thieres wird durch Schlängelung des gestreckteren Körpers vermittelt, welcher mit einer weiter ausgebildeten Muskulatur und mit einer als elastische Stütze dienenden Cuticula versehen ist. Den Excretionscanälen fehlen mit den Flimmercilien auch die in die Leibeshöhle mündenden Flimmertrichter.

Eine weitere Eigenthümlichkeit der Nematoden bildet die Lageveränderung des Mundes und des Kopfganglions. Die Mundöffnung, die morphologisch der Bauchseite angehört, rückt secundär an das Vorderende, während die Scheitelfläche auf den Rücken umbiegt.

Ein ähnliches Verhalten finden wir beispielsweise auch bei Gephyreen (Echiurus).

Mit der Lageveränderung der Mundöffnung steht die Lageveränderung der Scheitelplatte und des oberen Schlundganglions im Zusammenhang. Die Scheitelplatte liegt ursprünglich, wie bei den Trochophoralarven, am Vorderende des Körpers und erst secundär rückt das Kopfganglion an der Rückenfläche des Darmes weit nach rückwärts.[1])

Wir kommen nun zur Frage, ob wir berechtigt sind, die Nematoden vom Trochozoon abzuleiten. Da Flimmercilien den Nematoden auch in der Entwicklungsgeschichte gänzlich fehlen, so können wir auch jene morphologisch wichtigen oralen Flimmerkränze bei denselben nicht finden. Die allgemeine Uebereinstimmung im Grundtypus des Körperbaues, mithin die nahe Verwandtschaft mit dem Trochozoon, ist aber im Uebrigen nicht zu verkennen. Es wird daher die Ableitung der Nematoden von jener uralten, so einfach organisirten Stammform, als theoretisch begründet angenommen werden können.

Die Echinorhynchen, deren Verwandtschaftsbeziehungen noch sehr unklar sind, mögen nach wie vor mit den Nematoden als Nemathelmihthen vereinigt bleiben.

Vermes acoelomata (Platoden).

Die Platoden erscheinen durch die Uebereinstimmung der Organisationsverhältnisse, namentlich der complicirten Geschlechts-

[1]) Ganin, Ueber die Entwicklung von Pelodera teres, in dem Protokolle der Sitzung der Sect. f. Zool. u. vergl. Anat. d. V. Versammlung russischer Naturforscher u. Aerzte in Warschau 1876, mitgetheilt von Prof. Hoyer in d. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVIII. Bd, III. Heft.



organe, in allen ihren Unterordnungen als eine wohlbegründete, natürliche Gruppe. Nur die Nemertinen, die bis in die jüngste Zeit dieser Gruppe untergeordnet wurden, möchten wir, nach dem Vorgange Semper's aus dieser Gruppe ausscheiden. Es sind wohl vielfach Uebergänge zwischen Rhabdocölen und Nemertinen hervorgehoben worden [1]), doch bleibt die Verwandtschaft immer noch sehr zweifelhaft.

Als die ursprünglichsten Formen unter den Platoden sind die Turbellarien und unter diesen wieder die Rhabdocölen zu betrachten. Wir können, wenn wir die Verwandtschaftsverhältnisse der Platoden zu den anderen Bilaterien erörtern, uns an die Rhabdocölen als Stammgruppe der Platoden halten.

Der Bau und die Lagerung der Organe lässt sich trotz mannigfacher charakteristischer Differenzirungen auf denselben Grundtypus zurückführen, den wir bei den Archicölomaten (Rotatorien und Nematoden) vorfanden. Wir finden wieder das charakteristische Kopfganglion, die ventral gelegene Mundöffnung, die typische Lagerung der Excretionscanäle vor. Die bedeutendste Abweichung von dem Urtypus der Würmer besteht in dem Mangel der Leibeshöhle. Wir werden in Anbetracht dessen, dass unzweifelhaft tiefer stehende Formen eine wohl ausgebildete Leibeshöhle besitzen, und dass dieselbe bei den Larven (Trochophora) sehr frühzeitig auftritt, diesen Mangel als secundär, und durch die weitere Ausbildung der Mesodermgebilde bedingt, auffassen. Von demselben Gesichtspunkte müssen wir den Mangel der Afteröffnung, welche selbst den Ichthydinen und den Echinodermenlarven zukömmt, als Rückbildung betrachten.

Durch den Mangel der Leibeshöhle ist die für die Platoden charakteristische Umbildung des Excretionsapparates, Mangel der Flimmertrichter [2]) und reiche Verästelung der Excretionscanäle, bedingt. In der Lagerung der Hauptstämme schliesst sich der Apparat an die ursprünglichen Verhältnisse der Urwürmer an.

Die complicirt gebauten Geschlechtsorgane sind als charakteristisch für die ganze Classe der Platoden anzusehen.

Die Rhabdocölen lassen sich demnach in den Grundzügen ihres Baues auf die Urform des Trochozoon ganz wohl zurückführen, und wenn auch in der Entwicklungsgeschichte der Platoden bisher Flimmerkränze nicht beobachtet wurden, so

[1]) Erst neuerdings wieder von Barrois (l. c.).

[2]) Die bei einigen Trematodenlarven beschriebenen Flimmertrichter harren noch der Bestätigung.

ist doch anzunehmen, dass auch diese Gruppe vom Trochozoon abstamme.

Vielleicht findet sich noch in der Entwicklung mariner Turbellarien die Trochophoralarve reiner erhalten.

Nemertinen.

In der Organisation der Nemertinen wollen manche Forscher Beziehungen zu den Turbellarien (Rhabdocölen), andere zu den Anneliden finden. Es sind aber die Beziehungen noch nach keiner Seite hin klar gelegt. Ueber die etwaige Verwandtschaft mit den Anneliden, auf welche viele Organisationsverhältnisse der Nemertinen hinzuweisen scheinen, müsste namentlich die Entstehung der Metameren und die Entwicklung der seitlichen Nervenstämme Aufschluss geben. Sollten hierin die Befunde bei den Nemertinen mit den Verhältnissen der Anneliden sich in Einklang bringen lassen, dann könnte man nicht anstehen, die Nemertinen mit den Anneliden, als von derselben gegliederten Urform abstammend, zu vereinigen.

Die Larvenform der Nemertinen, das Pilidium, liesse sich leicht auf die Trochophoraform zurückführen. Auch die Metamorphose der Pilidium liesse sich auf die Metamorphose der Anneliden zurückführen. Die Faltenbildungen und das theilweise Abwerfen des Larvenleibes kann man der Bildung von embryonalen Hüllen vergleichen.

Auffallend ist nur, dass jene Ectodermverdickung des Pilidium, welche ihrer Lage nach der Scheitelplatte der Trochophora zu entsprechen scheint, bei der Metamorphose mit abgeworfen wird. Das Kopfganglion der Nemertine entsteht aus einer Ectodermverdickung, welche wohl vom Scheitelfelde aus, aber unabhängig von der primären Verdickung sich bildet.[1]

Bryozoen.

Die Verwandtschaft der Bryozoen mit den Bilaterien wurde sonderbarer Weise bis in die jüngste Zeit noch von mancher Seite bezweifelt. Nachdem bei den Bryozoen die charakteristische Mesodermbildung der Bilaterien beobachtet ist[2], kann über ihre Zugehörigkeit zu diesem Stamme kein Zweifel mehr auftauchen. Auch die bisher noch vielfach festgehaltene Lehre von der Indi-

[1]) Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg VII. Série. Tom. XIV., 1869.

[2]) Hatschek, Embryonalentw. u. Knosp. der Pedicellina etc.



vidualität des Cystid und Polypid ist als ein arger Missgriff zu bezeichnen, der in die morphologische Auffassung der Bryozoen viele Verwirrung gebracht hat.

Nachdem aber durch das Studium der Entwicklungsgeschichte die freischwimmende Larve als das Prototyp des Bryozoenindividuums erkannt worden ist, kann man diese Lehre als ein für alle Mal beseitigt betrachten.

Die näheren Details der Verwandtschaft der Bryozoen mit den anderen Gruppen der Bilaterien ist aber auch jetzt noch durchaus nicht klargelegt. Wenn wir der Lösung der Frage näher kommen wollen, werden wir logischer Weise nach derjenigen Form suchen, die den Bryozoentypus auf seiner niedrigsten, ursprünglichsten Stufe zeigt.

Wir können nun als erwiesen erachten, dass die Endoprocten die älteste Gruppe der Bryozoen repräsentiren [1]), sie zeigen sowohl in ihrem Baue, als auch in der Stockbildung die ursprünglichsten Verhältnisse. In ihrem Baue stehen sie der typischen Bryozoenlarve näher als die anderen Ordnungen der Bryozoen. Man findet bei den Endoprocten Bryozoen die primäre Leibeshöhle, wie bei den Larven, während bei den anderen Bryozoen durch weitere Differenzirung eine vollkommene Darmfaserschichte sich gebildet hat. Es ist also der Schichtenbau des Körpers bei den Endoprocten einfacher, als bei den Ectoprocten. Ferner ist auch die Tentakelstellung der Endoprocten als die ursprünglichere aufzufassen. Dafür spricht nicht nur die Entwicklung des Tentakelapparates der Ectoprocten, sondern auch der Umstand, dass der Tentakelkranz der Endoprocten sich unmittelbar auf den Flimmerkranz der Larven zurückführen lässt, dem er seiner Lage nach vollkommen entspricht. Wir kommen bei dieser Betrachtungsweise aber auf eine noch einfachere Form des Bryozoentypus zurück. Dies ist die Bryozoenlarve selbst, denn wir finden, dass in der Larve schon die wesentlichen Charaktere des Typus ausgeprägt sind. Die Larve wird uns also gleichsam als der Urtypus der Bryozoen gelten. Wir werden daher, wenn wir nach der Verwandtschaft der Bryozoen mit den anderen Bilaterien forschen, auf die Bryozoenlarve unser Augenmerk richten, und dieselbe zunächst mit der Trochophora vergleichen. Diese Vergleichung führt allerdings noch zu keinem endgiltigen Resultate, und es

[1]) Vergl. Vogt, Archives de Zoologie expérimentale. Hatschek, l. c. J. Barrois, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, Lille 1877.



wird weiterer Untersuchungen bedürfen, um zu einem sicheren Schlusse zu gelangen. Wir finden wesentlich dieselbe innere Organisation, wie bei der Trochophora — die typische Dreitheilung des Darmcanales, primäre Leibeshöhle, die charakteristischen Excretionscanäle — wir sind aber über die Homologie der Körperseiten noch im Unklaren. Wenn wir das bekannte Ganglion der Bryozoen als Kopfganglion auffassen, und den Entstehungsort desselben der Scheitelplatte gleichsetzen, dann stösst die Vergleichung der Bryozoenlarve (wir wollen uns hier zunächst an die am genauesten bekannte Larve von Pedicellina halten) mit der Trochophora auf die grössten Schwierigkeiten. Namentlich könnte man dann den Flimmerkranz der Bryozoenlarve keinem Theile des Flimmerapparates der Trochophora vergleichen; aber auch die Lagerung der anderen Organe liesse sich schwer auf den Typus der Trochophora zurückführen.

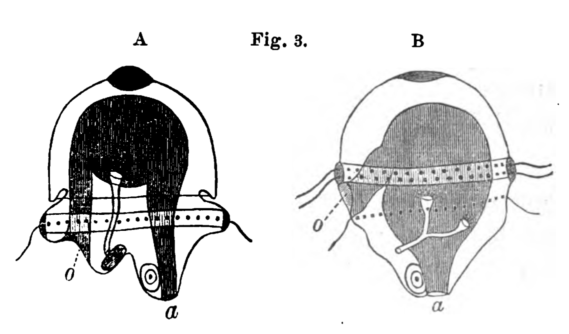


Fig. 3.
Schematische Darstellung:
A Bryozoenlarve. B Anneliden-Trochophora.

Wenn wir aber diejenige Körperseite, wo sich das Ganglion der Bryozoen entwickelt, als Bauchseite, dieses Ganglion mithin als Bauchganglion auffassen, dann ergibt sich die grösste Uebereinstimmung in der Lagerung der Organe — Mund, After, Flimmerkranz, Excretionscanäle — mit der Trochophora, wie aus dem nebenstehenden Schema zu ersehen ist.[1]) Eine Schwierigkeit liegt aber darin, dass wir bei dieser Auffassung die Scheitelplatte der Bryozoenlarve nicht nachweisen können. Es ist auch möglich, dass jener Ectodermwulst, den ich an anderem Orte als Homologon der Kittdrüse von Loxosoma gedeutet habe, als eine zum Theile modificirte Scheitelplatte zu deuten sei, da ja in der Umgebung dieses Organes zahlreiche Sinneshärchen sich finden. Solange aber die Scheitelplatte nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist, muss unsere Auffassung noch als hypothetisch gelten. Es scheint mir aber,

---

[1]) Diese Deutung ist nicht identisch mit derjenigen von **Ray-Lankester** (Notes on Embryology etc.), wenn sie auch in einigen Punkten mit derselben übereinstimmt.

dass dieselbe bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse am meisten Wahrscheinlichkeit für sich habe.

Die Ableitung der Bryozoen von der Trochozoonform wird jedenfalls aufrecht erhalten werden, wenn wir auch über die Orientirung der Körperseiten der Bryozoen jetzt noch nicht im Klaren sind.

Brachiopoden.

Die Theorien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Brachiopoden unterlagen namentlich in jüngster Zeit vielfachen Wandlungen. Früher wurden die Brachiopoden allgemein zu den Mollusken gestellt, mit welchen sie in der inneren Organisation viele Uebereinstimmung zeigen. Doch entbehrte die morphologische Vergleichung der Brachiopoden und Mollusken noch der sicheren Begründung.

Nach den Untersuchungen Morse's und Kowalewsky's über die Entwicklung der Brachiopoden wurden dieselben vielfach als modificirte tubicole Anneliden betrachtet. Die äussere Aehnlichkeit der Brachiopodenlarven mit den Larven von tubicolen Anneliden ist gewiss auffallend. Man vergleiche zum Beispiel die Larve von Argiope neapolitana mit der Larve von Pileolaria militaris. Erst kürzlich wurde aber darauf hingewiesen, dass dieser Vergleich nicht stichhältig sei, so lange nicht bei den Brachiopoden wahre Metamerenbildung nachgewiesen ist. [1]) Die sogenannte Segmentirung der Brachiopodenlarve entspricht keineswegs einer inneren Metamerenbildung, sie ist nur auf Einschnürungen des Körpers zurückzuführen, welche durch die Bildung des Mantels und der Kittdrüse bedingt sind.

Die Ableitung der Brachiopoden von den Anneliden entbehrt also einer ausreichenden Begründung.

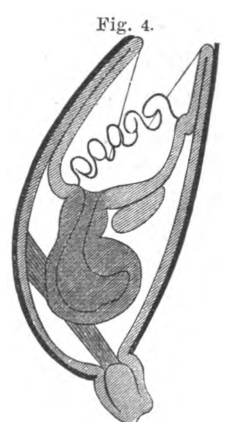
Viel mehr Berechtigung besitzt die Auffassung Ray-Lankester's [2]), der die Brachiopoden zu den Mollusken stellt, die Arme derselben aber nicht, wie dies bisher geschah, vom Velum ableitet (diese ältere Deutung ist auch durch die Entwicklungsgeschichte vollkommen widerlegt), sondern den Kiemen, zunächst der Bivalven, vergleicht. — Die Auffassung Ray-Lankester's, gegen die sich nach unseren jetzigen Kenntnissen kein wesentlicher Einwand erheben lässt, hat alle Wahrscheinlichkeit für sich.

---

[1]) Semper (l. c.).

[2]) Ray-Lankester, Remarks on the Affinities of Rhabdopleura. Quarterl. Journ. of Microsc. Scienc. Vol. XIV. 1874.

Ich will hier noch der auffallenden Aehnlichkeit der Brachiopoden und endoprocten Bryozoen Erwähnung thun. Wenn man nebenstehende schematische Darstellung einer jungen Brachiopode betrachtet, so wird man die grosse Aehnlichkeit mit einer endoprocten Bryozoe nicht übersehen können. Sogar die Fünfzahl der Tentakelpaare, die bei den endoprocten Bryozoen die ursprüngliche ist,[1]) finden wir hier vor.[2]) — Wenn man den Vergleich auf die Larven ausdehnen wollte, müsste man den Mantel der Brachiopodenlarve der den Flimmerkranz tragenden Hautfalte der Bryozoenlarve vergleichen; es würde sich dann auch eine grosse Aehnlichkeit der Larven ergeben.[3])


Fig. 4.
Schematischer Längsschnitt einer jungen Argiope Neapolitana (nach Kowalewsky).

Die Berechtigung dieser Auffassung müssen wir aber in Zweifel ziehen. Wenn man den Tentakelapparat der Bryozoen, wie wir dies gethan haben, von dem präoralen Wimperkranz des Trochozoon ableitet, so ist eine Vergleichung desselben mit den Tentakeln der Brachiopoden nicht möglich. Es erscheint daher zweifelhaft, dass die erörterte Aehnlichkeit der Brachiopoden und Bryozoen auf wirklicher Verwandtschaft beruhe.

Der präorale Wimperkranz der Brachiopodenlarven lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass dieselben auf die Trochophora zurückzuführen sind, dass demnach die Brachiopoden von der Trochophora abstammen. Dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse wird es am besten entsprechen, wenn wir die Brachiopoden nach dem Vorgange Ray-Lankester's zu den Mollusken ziehen, oder sie denselben als Molluscoiden anreihen.

Mollusken.

Die Einheit des Molluskenstammes wird durch die Uebereinstimmung im Bau der Larven und in der ersten Anlage der

[1]) Vergl. Nitsche, Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. zum XXV. Bd.

[2]) Bei diesem Vergleiche würden die Bryozoen mit den Brachiopoden auf dieselbe Weise verglichen, wie dies von Ray-Lankester geschehen ist; nur basirt hier der Vergleich auf Betrachtung der niedrigsten Formen beider Gruppen, endoprocte Bryozoe, jugendliches Stadium von Argiope, während Ray-Lankester weiter differenzirte Formen: Rhabdopleura (die ich für keine ursprüngliche Form halte) und erwachsene Terebratula zum Vergleiche herbeizieht.

[3]) Man vergleiche auch die Erörterungen von Barrois (Recherches sur l'embryolog. des Bryoz. pag. 266—270).

Organe auf das schlagendste bewiesen.[1] — Die Ableitung der Mollusken vom Trochozoon, die schon vielfach (von Huxley, Gegenbaur, Ray-Lankester und Anderen) hervorgehoben wurde, ist dadurch unzweifelhaft bewiesen, dass alle Molluskenlarven sich auf die Trochophoraform zurückführen lassen.

Welche Modificationen führen nun von der Trochozoonform zur Stammform der Mollusken? Die Betrachtung der typischen Molluskenlarve wird uns hierauf die beste Antwort geben. Es ist erstens die Vergrösserung der Rückenfläche des Rumpfes und die Bildung einer festen Schale an diesem Körpertheile, in welche Kopf und Bauchtheil des Thieres sich zurückziehen können, — zweitens die Ausbildung des ventralen Rumpfabschnittes zu einem contractilen Bewegungsorgane, dem Fusse — und drittens die Bildung der ventralen Ganglienmasse hervorzuheben, als Eigenthümlichkeiten, welche die Urform der Mollusken charakterisirten. Wir werden die gemeinschaftliche Abstammung der Mollusken von einer Urform, die beiläufig die Organisation der hier abgebildeten Larvenform besass, annehmen können, da alle Molluskenordnungen sich leicht auf diese Form zurückführen lassen.

Fig. 5.

Schema einer Molluskenlarve.

Es ist nun noch die Frage zu erörtern, ob die Mollusken nicht auch eine nähere Verwandtschaft mit den Anneliden zeigen, die ja auch vom Trochozoon abzuleiten sind und ebenfalls einen ventralen Theil des Centralnervensystems besitzen. Ein metamerischer Bau des Rumpfes ist bei den Mollusken bisher nicht nachgewiesen, und nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse scheint es auch nicht wahrscheinlich, dass er vorhanden sei. Die eigenthümliche „Strickleiterform" des Bauchmarks gewisser Mollusken, welche v. Ihering entdeckt hat, beweist noch durchaus nicht den metamerischen Körperbau. Keineswegs kann diese Form, wie Ihering glaubt, als beginnende innere Gliederung aufgefasst werden, denn die Gliederung nimmt, wie wir oben auseinandergesetzt haben, von ganz anderen Organen ihren Ausgang. Man könnte aber die Anneliden und Mollusken von einem gemeinschaft-

[1]) Bekanntlich hat neuerdings v. Ihering den Versuch gemacht, die polyphyletische Abstammung der Mollusken, also die Auflösung dieser Gruppe, darzuthun. (Man vergl. namentlich: v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.)

lichen ungegliederten Stadium ableiten, welchem schon eine ventrale Ganglienmasse eigenthümlich war. Es müsste aber erst der Nachweis hiefür in der Entwicklungsgeschichte der ventralen Ganglien der Mollusken gefunden werden.

Anneliden.

Die Abstammung der Anneliden von der Trochozoonform bietet uns für die phylogenetische Entwicklung derselben einen wichtigen Anhaltspunkt. Ueber die phylogenetischen Stadien, welche zwischen Trochozoon und Urannelid liegen, können wir uns aber bis jetzt noch keine sichere Vorstellung machen. Erst wenn die Frage nach der Bedeutung des metamerischen Baues endgiltig beantwortet sein wird, werden wir über die Phylogenie der Anneliden grössere Klarheit erlangen. Ausser der Gliederung ist es zunächst die Ausbildung der Muskelfelder (Hautmuskelschlauch) und die Bildung der secundären Leibeshöhle des Rumpfes — die Entwicklung der Rumpfniere, die im Anschluss an die Kopfniere zunächst als einfacher, die ganze Länge des Rumpfes durchziehender Excretionscanal auftritt und erst später in die Segmentalorgane zerfällt — und die Bildung des Bauchstranges, der phylogenetisch, wie ontogenetisch später sich entwickelt als das Kopfganglion (oberes Schlundganglion), welche die Uranneliden-form charakterisiren.

Arthropoden.

Die monophyletische Abstammung der Arthropoden kann als eine durch die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte wohlbegründete Thatsache angesehen werden.

Die Beziehungen des Arthropodenstammes zu den Anneliden sind so klar und unzweifelhaft, dass ein verwandtschaftliches Verhältniss dieser beiden Gruppen unbedingt angenommen werden muss.

Wir haben schon oben die Uebereinstimmung in dem Typus der Gliederung hervorgehoben und erörtert, dass die weiter differenzirten Verhältnisse der Arthropoden auf die ursprünglicheren der Anneliden zurückzuführen seien.

Die Uebereinstimmung in der Gliederung würde aber nicht genügen, um die Abstammung der Arthropoden von den Anneliden zu begründen.

Bekanntlich findet sich bei den Arthropoden auch dieselbe typische Lagerung der Organe, wie bei den Anneliden. Eine wesentliche Stütze für die Ableitung der Arthropoden von den Anneliden finden wir auch in dem Bau und der Entwicklungs-

geschichte des Centralnervensystems. Das Bauchmark der Arthropoden zeigt jene charakteristische Form der Ganglienkette, welche wir in ganz ähnlicher Ausbildung schon bei den differenzirteren Annelidenformen finden.

Die grösste Uebereinstimmung zeigt sich auch in der Entwicklungsgeschichte der Ganglienkette bei Anneliden und Arthropoden. Zuerst bildet sich, unter Betheiligung einer Einstülpung, ein einfacher, continuirlich durch alle Segmente ziehender Bauchstrang und erst aus diesem entsteht durch weitere Differenzirung die Bauchganglienkette. Auf dem Querschnitte zeigt die Anlage des Bauchstrangs bei Anneliden und Arthropoden denselben charakteristischen Bau. Wir können zwei Seitenstränge und einen Mittelstrang beobachten, welcher letztere den tiefen medianen Einstülpungsspalt zeigt. Auch die ersten Längsfaserstränge des Bauchmarks haben immer dieselbe bestimmte Lagerung.[1])

Fig. 6.

Alle diese Verhältnisse beweisen uns, dass die Arthropoden von den Anneliden abstammen.

Wir werden erwarten, dass bei den Arthropoden die entsprechenden, wenn auch modificirten Entwicklungsstadien sich nachweisen lassen, welche den Anneliden zukommen.

Bei der zusammengezogenen directen Entwicklung der höheren Arthropoden finden wir auch wesentlich dieselben Entwicklungsprincipien, wie bei den Anneliden. Grössere Schwierigkeiten erwachsen, wenn wir die Larvenformen der niedersten Arthropoden (Crustaceen) auf die Annelidenlarven zurückzuführen versuchen.

Da Flimmerzellen bei den Arthropoden weder im ausgebildeten Zustande, noch während der individuellen Entwicklung vorkommen, so würden wir auch bei den Crustaceen vergebens nach jenen charakteristischen Flimmerapparaten der Trochophora suchen. Dagegen sind die Charaktere des Crustaceentypus schon frühzeitig entwickelt. Schon am Nauplius finden wir die chitinisirte Cuticula, und als Bewegungswerkzeuge fungiren statt der Flimmerapparate die für den Arthropodentypus charakteristischen Extremitäten.

Im Uebrigen liessen sich die Organisationsverhältnisse des Nauplius wohl mit jenen der Trochophora vergleichen. Wir finden die Scheitelplatte oder das Kopfganglion, welches die zwei pri-

---

[1]) Vergl. Hatschek, Entwicklungsgesch. d. Lepidoptern, Jenaische Zeitschr. f. Nat., 1877.

mären Augenflecken trägt. Die Lage von Mund und Afteröffnung stimmt mit dem Verhalten der Annelidenlarven überein. Die Schalendrüse scheint der Kopfniere der Trochophora zu entsprechen. Es ist kaum daran zu zweifeln, dass sich auch die Mesodermstreifen (Mesodermanlagen des Rumpfes) in ähnlicher Anordnung finden werden, wie bei den Anneliden.

Es wird noch die Frage zu erörtern sein, ob der Nauplius strenggenommen dem ungegliederten Trochophorastadium, oder vielleicht einem weiter vorgeschrittenen Stadium entspreche. — Beide Paare der Antennen gehören, nach ihrer Lage am Embryo und der Larve zu urtheilen, dem Kopfe an. Das vordere Antennenpaar entspricht wahrscheinlich den primären, am Vorderende des Körpers gelegenen Antennen der Anneliden. — Die Zugehörigkeit der Mandibeln zum Rumpfe ist wohl wahrscheinlich. Es scheint aber am Rumpfe des Nauplius noch keine Metamerenbildung vorhanden zu sein. Der Nauplius ist daher nach den bisherigen Ergebnissen der Forschung als eine ungegliederte Form zu betrachten.

Nach unserer Ansicht ist also der Nauplius durchaus nicht als eine Form zu betrachten, welche ein phylogenetisches Stadium in annähernder Aehnlichkeit reproducirt, sondern er ist durch weitgehende Modification der ursprünglichen Larvenform der Anneliden entstanden und in letzter Instanz vielleicht auf das Trochozoon zurückzuführen.

Das obere Schlundganglion der Arthropoden scheint nicht dem der Anneliden vollkommen zu entsprechen, sondern zu dem primären Theile, welcher dem Kopfganglion der Anneliden homolog ist, und beim Nauplius die primären Augen trägt, kommt mit der Entwicklung der secundären zusammengesetzten Augen ein secundärer Hirntheil hinzu.

Chordonier und Wirbelthiere.

Die Abstammung der Wirbelthiere — ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu den niederen Bilaterien — bildet eines der schwierigsten Probleme der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Man glaubte der Lösung dieser Frage um vieles näher gekommen zu sein, als Kowalewsky im Jahre 1866 durch seine berühmten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des

Amphioxus [1]) und der Ascidien [2]) die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Thiere dargethan hatte. Man erklärte die Ascidien als Uebergangsglied zwischen den Wirbelthieren und den ungegliederten Würmern.

Weitere Untersuchungen haben die Verwandtschaft des Amphioxus und der Ascidien nur noch sicherer bewiesen. — Wie wenig aber dadurch die Verwandtschaftsbeziehungen zu den übrigen Ordnungen der Würmer klar gelegt waren, dessen schien man sich nicht bewusst zu sein. Die Beziehungen der Ascidien zu den Würmern waren eben noch durchaus nicht sicher begründet, da die morphologische Vergleichung der Ascidien mit den Würmern ganz im Unklaren lag.

Dies kam erst so recht zur Anschauung, als Dohrn (1876) die directe Verwandtschaft der Ascidien mit den Würmern ganz in Abrede stellte und die Ascidien, sowie auch den Amphioxus für rückgebildete Fische erklärte. — Dohrn ist jedenfalls in seinen Ausführungen zu weit gegangen und hat sowohl in vielen morphologischen Deutungen, als auch in der Ableitung der Chordonier von hochorganisirten Fischen über das Ziel geschossen. In folgenden wichtigen Punkten scheinen seine Ansichten aber wohlbegründet: 1. Die Chordonier haben sich durch eine zum Theil rückschreitende Entwicklung von der Stammform der Wirbelthiere ziemlich weit entfernt. 2. Die Ascidien sind von einer gegliederten Stammform abzuleiten.

Die Zusammengehörigkeit der Chordonier (Amphioxus und Ascidien) und der Wirbelthiere ist nicht anzuzweifeln; es werden dieselben auf eine gemeinschaftliche gegliederte Stammform zurückzuführen sein.

Welches sind aber die Beziehungen dieser Urform der Chordonier und Vertebraten zu den anderen Bilaterien?

Gegenbaur und Häckel, welche die Ascidien als ungegliederte Zwischenform betrachten, vergleichen das Medullarrohr der Wirbelthiere dem Kopfganglion (oberen Schlundganglion) der Würmer. Der Wolff'sche Gang wird von dem Excretionscanale der ungegliederten Wurmformen abgeleitet.

Wir wollen zur Kritik dieser Theorie später zurückkommen und uns zunächst der Erörterung jener Verhältnisse zu-

[1]) A. Kowalewsky, Entwicklungsgesch. der einfachen Ascidien, St. Petersburg 1866.

[2]) A. Kowalewsky, Entwicklungsgesch. des Amphioxus lanc., St. Petersburg 1866.

wenden, welche für die Verwandtschaft der Anneliden und Wirbelthiere sprechen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Anneliden zu den anderen gegliederten Thieren (den Anneliden und Arthropoden), deren Begründung schon in früherer Zeit versucht worden war (Geoffroy St. Hilair, Leydig), wurden neuerdings von Dohrn [1]) und Semper [2]) auf das lebhafteste vertheidigt. Ich hatte mich dieser Richtung angeschlossen und die Abstammung der Wirbelthiere und Anneliden von einer gemeinschaftlichen Stammform angenommen. [3]) In den Details der Theorie und in den Ausführungen über die Morphologie der einzelnen Organsysteme muss ich aber den Ansichten Semper's in vielen und wesentlichen Punkten widersprechen. [4])

Die Theorien, welche die Verwandtschaft der Anneliden mit den Wirbelthieren behaupten, gründen sich auf die Uebereinstimmung in der Gliederung des Körpers und in dem Bau und der Lagerung der Organe. Hiebei wird aber stets eine Umkehrung der Körperseiten vorausgesetzt, die Rückenseite der Wirbelthiere wird der Bauchseite der Anneliden verglichen. Und in der That, bei dieser Art der Vergleichung ergibt sich die grösste Uebereinstimmung in der Lagerung und dem Bau der Organe. Nur die Lage des Mundes der Anneliden und Wirbelthiere kann nicht in Uebereinstimmung gebracht werden. Dohrn hat nun die Theorie aufgestellt, dass der Mund der Wirbelthiere eine secundäre Bildung sei, wofür auch das späte Auftreten desselben in der Entwicklungsgeschichte spricht. Der primäre Mund soll in der Gegend des Hirnes seine Lage gehabt haben. Dohrn sucht ihn in der Fossa rhomboidalis nachzuweisen, auf die Hypophysis cerebri

---

[1]) Dohrn, Ursprung d. Wirbelthiere etc., Leipzig 1874.

[2]) Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere.

[3]) Hatschek, Beiträge zur Entw. der Lepidopteren, Jenaische Zeitschr. 1877. Beitr. zur Entw. u. Morph. der Anneliden, Wiener Sitzungsberichte 1876.

[4]) Ich werde an diesem Orte umsoweniger eine ausführlichere Widerlegung der Semper'schen Ansichten anstreben, da ich in den Grundprincipien der Ableitung der Wirbelthiere doch diesem Forscher folge; andererseits sind aber viele der Detailfragen durch die weiteren Untersuchungen in neue Bahnen gelenkt und daher eine speciellere Widerlegung der älteren Ansichten nicht nöthig; theilweise aber stehe ich wieder in den Grundprincipien auf einem so verschiedenen Boden (Keimblättertheorie), dass ich eine Polemik, die auf ein sehr ausgedehntes Gebiet übergreifen müsste, vermeiden will. — Ich will daher, ohne näher auf die Semper'schen Auseinandersetzungen einzugehen, meine eigenen zum Theil übereinstimmenden, zum Theil sehr abweichenden Ansichten ausführen.

deutet er nur vermuthungsweise hin. Ich suchte hierauf nachzuweisen, dass gerade die Hypophysis, als rudimentäres Organ, dem Rest des alten Annelidenmundes und Oesophagus entspreche.

Die Basis des Gehirns der Vertebraten ist von der Hypophysis durchbohrt, sowie das Centralnervensystem des Kopfes der Anneliden vom Oesophagus durchbohrt ist. Bei den Wirbelthieren hat sich aber das Hirn bei seiner weiteren Ausbildung über dem verödeten Schlund (Hypophysis) geschlossen.

Im Uebrigen ist die Uebereinstimmung im Bau und in der Entwicklung der Organe bei Anneliden und Wirbelthieren eine sehr weitgehende. Man kann die Anlage des Nervensystemes, des Blutgefässsystems, der Muskelfelder, des Nierenapparates etc. auf denselben Typus zurückführen. Man kann eine gemeinschaftliche Stammform der Anneliden und Wirbelthiere annehmen, die etwas tiefer steht als Polygordius. Von der gemeinschaftlichen Stammform aus differenziren sich Anneliden und Wirbelthiere nach verschiedenen Richtungen. Bei den Anneliden zerfällt die Rumpfniere in die Segmentalorgane. Im Uebrigen mag Polygordius, die ursprünglichste der jetzt bekannten Annelidenformen, nicht viel von jener gemeinschaftlicheu Stammform der Anneliden und Wirbelthiere abweichen.

Die Urform der Wirbelthiere weicht viel mehr von jener gemeinschaftlichen Stammform ab. Sie ist charakterisirt: durch das Auftreten eines auf Kosten des Entoderms sich entwickelnden Organes, der Chorda dorsalis, welche als Stützorgan bei den Schwimmbewegungen dient, — durch Auftreten des Wirbelthiermundes und der Kiemenspalten, — durch Verödung des primären Schlundes.

Bei der Voraussetzung, dass die Rückenseite der Wirbelthiere der Bauchseite der Anneliden homolog sei, ist demnach die Zurückführung beider Typen auf eine gemeinschaftliche Grundform denkbar. Ich habe nun auch, auf Basis der früheren Entwicklungsvorgänge, den directen Nachweis zu führen gesucht, dass der Rücken der Wirbelthiere dem Bauche der Anneliden verglichen werden müsse.

Die Gastrulaöffnung der Anneliden und Wirbelthiere (und wahrscheinlich aller Bilaterien) schliesst sich nämlich in der Medianlinie. Und zwar entspricht die Schliessungslinie bei den Wirbelthieren der Rückenseite, bei den Anneliden (und den übrigen Bilaterien) der Bauchseite. Wir müssten demnach die Identität der Rückenseite der Wirbelthiere und der Bauchseite der

Anneliden behaupten, selbst wenn wir alle übrigen in der weiteren Entwicklung auftretenden Uebereinstimmungen für blosse Analogien halten wollten.

Es wird nun unsere Aufgabe sein, die morphologische Vergleichung der Wirbelthiere und Anneliden, die Uebereinstimmung in Bau und Entwicklung der Körperform und der Organsysteme eingehender zu erörtern.

Ueber die Gliederung des Körpers haben wir uns schon in einem früheren Capitel ausgesprochen, wir wollen nun auf den Bau und die Lagerung der Organe und auf die Entwicklung derselben genauer eingehen.

a. Nervensystem und Sinnesorgane.

Die Scheitelplatte und die Anlage der Schlundcommissur der Anneliden ist, unserer Ansicht nach, dem vordersten Theile der Medullarplatten, aus welchem sich das Gehirn der Wirbelthiere entwickelt, homolog.

Fig. 7.

Oc
Ol
O

Bei den Wirbelthieren erreicht namentlich dieser Theil des Centralnervensystems eine viel weitere Ausbildung, als bei den Anneliden, er ist in seinem Baue am meisten von dem Verhalten der ursprünglichen Stammform entfernt, und ist daher nur in Bezug auf seine Primitivanlage mit dem entsprechenden Abschnitte des Centralnervensystems der Anneliden zu vergleichen.

Die Sinnesorgane, die mit dem Gehirn in Zusammenhang stehen, scheinen noch von jener gemeinschaftlichen Stammform ererbt zu sein. In nebenstehendem Schema ist die Lage von Geruchsorgan (Ol), Auge (Oc) und Gehörorgan (O) bei Anneliden dargestellt. Dasselbe Schema liesse sich auch auf die Wirbelthiere anwenden.

Das Nervensystem des Rumpfes entsteht bei den Anneliden, wie bei den Wirbelthieren als ein der ganzen Länge des Rumpfes nach verlaufender Strang, der vom Ectoderm aus sich entwickelt. Charakteristisch ist für die Entwicklung desselben die Einstülpung einer medianen Längsrinne. — Von dieser gemeinschaftlichen Urform aus entwickelt sich sowohl das Bauchmark der Anneliden, als das Rückenmark der Wirbelthiere. Es ist

Fig. 8.

wahrscheinlich, dass auch der Faserverlauf, die Gruppirung der Ganglienmassen, die Nervenursprünge beider Thiergruppen auf einen gemeinschaftlichen Grundtypus zurückzuführen seien, welchen ich in nachstehendem Schema darzustellen versucht habe.

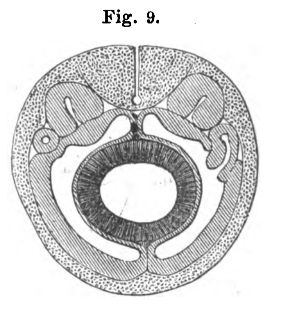
b. Mesodermgebilde.

Die Differenzirung des Mesoderms zeigt bei den Anneliden und Wirbelthieren die auffallendste Uebereinstimmung.

Das Mesoderm theilt sich in eine Hautmuskelplatte und eine Darmfaserplatte, die durch die Mesenterien in einander übergehen. Die Leibeshöhle des Rumpfes besteht bei den Anneliden, wie bei den Wirbelthieren, aus zwei vollkommen getrennten (rechten und linken) Hälften.

Die Hautmuskelplatte geht weiterhin complicirte Differenzirungen ein.

Fig. 9.



Wir haben hier einen schematischen Querschnitt durch den Rumpf einer Polygordiuslarve abgebildet, an welchem wir die zu erörternden Verhältnisse gut überblicken können. Wir finden zu beiden Seiten des Bauchmarkes je eine Zellmasse, welche eine centrale Höhle einschliesst, die früher mit der Rumpfhöhle in Verbindung stand. Dieselben Verhältnisse finden sich bei den Urwirbelmassen der Wirbelthiere.

Gegen die Leibeshöhle zu sind diese Zellmassen jede von einer Zellplatte bedeckt, welche das Bildungsmateriale der Geschlechtsproducte repräsentirt. Dieselbe Lagerung zeigen die Keimwülste der Wirbelthiere.

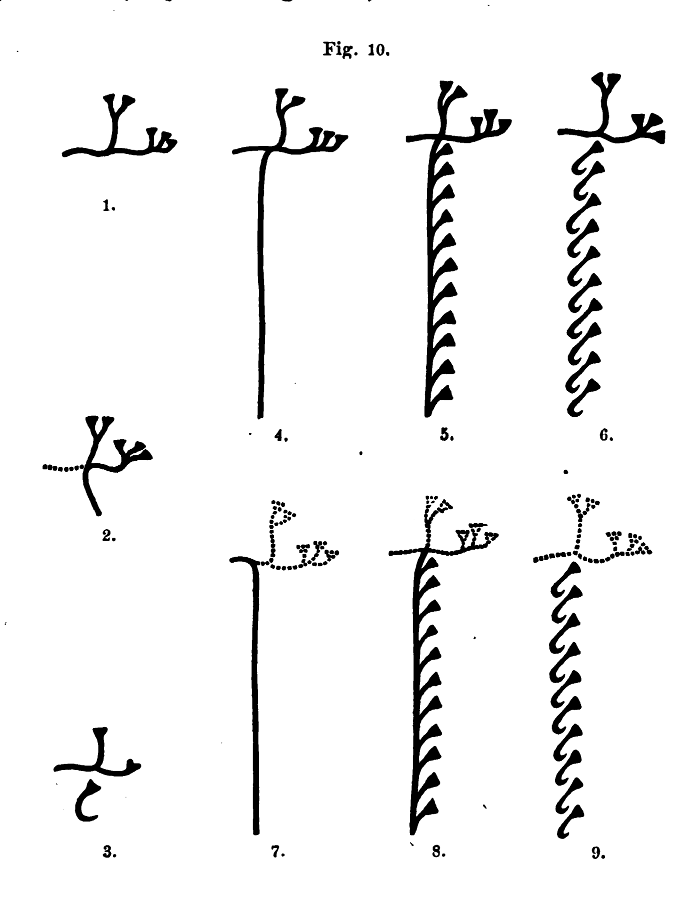
Zwischen der urwirbelähnlichen, ventralen Zellmasse und dem dorsalen Theil der Hautmuskelplatte (welcher der Seitenplatte der Wirbelthiere entspricht) liegt der Excretionsapparat (Rumpfniere). Derselbe ist bei den Anneliden, wie bei den Wirbelthieren, ursprünglich durch einen einfachen, in der Seitenlinie des Rumpfes gelegenen Excretionscanal vertreten (Wolff'scher Gang bei den Wirbelthieren). Dieser Excretionscanal wird von anderen Zellen der Hautmuskelplatte überwachsen, so dass er von der Leibeshöhle wenigstens durch ein Endothelblatt getrennt ist.[1]) — Mit diesem primären Excretionscanal vereinigen sich

[1]) Wir finden bei den Anneliden die Segmentalorgane, die secundär in die Leibeshöhle rücken, stets von einem Endothelblatt eingehüllt. Ich finde auch an den verästelten Excretionscanälen von Bonellia diesen Endothelüberzug.

secundär entstehende segmentale Wimpertrichter, welche mit freier Oeffnung in der Leibeshöhle beginnen.

Insoweit stimmt die Entwicklung des Nierenapparates der Anneliden und Wirbelthiere überein. Der Excretionsapparat zerfällt weiterhin bei den Anneliden in segmentale Abschnitte, die gesondert (in jedem Segmente) nach aussen münden. Bei den

Fig. 10.



Schemata des Nierenapparates.
1. 4. 5. 6. Entwicklungsstadien desselben bei Polygordius. 2. Rotatorien. 3. Molluskenlarve. 7. Nemertinen. 8. Urwirbelthier. 9. Chaetopoden.

Wirbelthieren aber bleibt der Excretionscanal ungetheilt und sein Hinterende tritt mit dem Darmcanal in Verbindung, um in denselben auszumünden. [2])

---

[2]) Bei Myxine mündet die Niere mit dem Porus genitalis gemeinschaftlich und unabhängig vom Darmcanal nach aussen. — Bei Gephyreen (Bonellia) finden wir eine ähnliche Ausmündung der Excretionscanäle wie bei den Wirbelthieren.

Die Entwicklungsgeschichte von Polygordius gibt uns den Schlüssel zum Verständniss der Morphologie und phylogenetischen Entwicklung des Nierenapparates.

Die zuerst auftretende Kopfniere (Fig. 10, 1) entspricht dem Excretionsapparate des Trochozoon.

Von dieser Kopfniere aus entwickelt sich weiterhin der Rumpfnierencanal (Fig. 10, 4) (Wolff'scher Gang bei den Wirbelthieren).

Später kommen noch die segmentalen Trichter hinzu (Fig. 10, 5).

Von diesem Stadium aus entwickelt sich einerseits der Nierenapparat der Uranneliden (Fig. 10, 6), andererseits ist der Nierenapparat der Urwirbelthiere davon ableitbar (Fig. 10, 8).

Das Blutgefässsystem der Anneliden und Wirbelthiere lässt sich leicht auf einen gemeinschaftlichen Grundtypus zurückführen, wie dies schon vielfach von den Autoren erörtert wurde.

Semper wollte auch Mund und Kiemenspalten der Wirbelthiere bei den Anneliden nachweisen und diese Bildungen demnach von der gemeinschaftlichen Stammform dieser beiden Gruppen ableiten. Semper hält nämlich den Mund der Anneliden für eine secundäre Bildung und sucht den primären Wirbelthiermund bei den Anneliden (und Arthropoden) in rudimentärer Form nachzuweisen.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Anneliden geht mit aller Klarheit hervor, dass der Mund und der Oesophagus der Anneliden auf die uralten, schon bei dem Trochozoon vorhandenen Bildungen zurückzuführen ist und mithin im Vergleich zu dem Wirbelthiermund sicher kein secundäres Organ ist. Es erweist sich aber gerade der Wirbelthiermund durch sein spätes ontogenetisches Auftreten (worauf schon Dohrn hingewiesen hat) als eine jüngere Bildung. Es ist demnach wohl überflüssig, die Unrichtigkeit der Semper'schen Deutungen des rudimentären Wirbelthiermundes bei den Anneliden und Arthropoden: „Hornplattentasche von Clepsine bi-oculata, dorsale Kopfdrüsen mancher Anneliden, das kugelförmige Organ der Amphipoden, der „cumulus primitif" der Arachniden, das Rückenrohr der Dytiscus, vielleicht selbst die flügelförmigen Anhänge des Rückens von Asellus, den sogenannten Micropylapparat der Krebse"[1]) noch näher zu erörtern.

Semper will auch Kiemenspalten bei den Anneliden nachgewiesen haben, und behauptet, dass sich stets „Kiemengänge"

[1]) Semper, l. c., pag. 385.



an der Bildung des Vorderdarms der Anneliden betheiligen müssten. Seine Angaben über Sabella können in ihrer Skizzenhaftigkeit noch nicht auf Berücksichtigung Anspruch machen. Seine Deutungen der Entwicklungsvorgänge des Oesophagus bei der Knospung der Naiden halte ich aber für vollkommen irrig. — Jene „Kiemengänge“, die Semper bei der Knospung fand, kommen bei der Embryonalentwicklung nicht vor. — Ich möchte die von Semper beobachteten Bildungen folgendermassen deuten. In der Mitte des Rumpfes einer Nais bildet sich eine Knospungsregion, in welcher für die vordere Hälfte des Thieres ein neues Hinterende, für die hintere Hälfte ein neues Vorderende gebildet wird. — Das alte Bauchmark erstreckt sich durch die Knospungsregion fort, und während die Neubildungen vor sich gehen, ist die vordere und hintere Hälfte noch immer durch das Nervensystem in Verbindung gesetzt. Dieses Bauchmark aber verhindert, dass sich der neue Oesophagus, der vom Ectoderm aus entsteht, auf gleiche Weise wie im Embryo entwickeln kann. Es wird das alte Bauchmark von einer doppelten Ectodermwucherung („Kiemengänge“ Semper's) umwachsen, welche sich über demselben vereinigt und zur Bildung des Oesophagus dient. — Erst später, nachdem das alte Bauchmark in der Knospungsregion rückgebildet ist, kann der so gebildete Oesophagus in der Medianlinie wieder mit dem Ectoderm sich vereinigen und durch die Mundöffnung nach aussen durchbrechen.

Wir müssen jetzt noch auf ein morphologisch sehr wichtiges Organ zu sprechen kommen, die Chorda.

Semper hat bei den Anneliden einen Zellstrang gefunden, den er der Chorda der Wirbelthiere homolog setzt.

Ich konnte weder bei Polygordius, noch bei den hier beschriebenen Stadien von Criodrilus irgend eine Spur der Chorda entdecken, obzwar ich der morphologischen Wichtigkeit dieses Organs wegen meine besondere Aufmerksamkeit diesem Punkte zuwandte.

Da die Chorda dem ursprünglichsten Annelid, dem Polygordius, nicht zukommt, kann ich den von Semper beschriebenen Zellstrang nicht der Chorda der Wirbelthiere homolog halten.

Die Chorda ist demnach eine für die Wirbelthiere charakteristische Bildung, die der gemeinschaftlichen Stammform der Anneliden und Wirbelthiere noch nicht zukam. [1])

[1]) In jüngster Zeit hat namentlich Rabl (Entw. d. Malermuschel) die Wirbelthiere auf Grund der Chordaentwicklung den übrigen Bilaterien gegenübergestellt.



Nach den neueren Untersuchungen über die Entwicklung der Chorda ist es wahrscheinlich, dass dieselbe ein Entodermgebilde ist.

Nach unserer Theorie soll die Chorda phylogenetisch später entstanden sein als der Nierenapparat, den die Wirbelthiere und Anneliden noch der Anlage nach gleichartig besitzen. Bei der sehr zusammengezogenen Entwicklung der Wirbelthiere ist die Aufeinanderfolge in der Bildung der Organe nicht scharf ausgeprägt. Es hat aber den Anschein, als ob die Chorda ontogenetisch allgemein früher entstände, als nach unserer Theorie erwartet werden sollte. — Ich glaube, dass hierauf der gewichtigste Einwand gestützt werden kann, der überhaupt gegen die Theorie zu erheben ist. Das frühe Auftreten der Chorda bei den Wirbelthieren ist es also vor Allem, welches gegen die nahe Verwandtschaft geltend gemacht werden könnte. Wir müssen über diesen Punkt noch weitere entscheidende Untersuchungen abwarten, die, wie ich glaube, die Schwierigkeit beheben werden.

Mag man aber gegen die hier erörterte Theorie auch noch so viele Bedenken hegen, so ist sicher die alte Häckel-Gegenbaur'sche Theorie damit nicht in ihr Recht eingesetzt, denn es scheint mir festzustehen, 1. dass der Rücken der Wirbelthiere dem Rücken der Würmer nicht homolog ist; 2. dass das Medullarrohr in seiner Gesammtheit nicht dem oberen Schlundganglion homolog ist, denn jenes entsteht in der ganzen Länge des Körpers, dieses wird aber von der nur dem vorderen Körperpole angehörigen Scheitelplatte aus gebildet; 3. dass der Mund der Wirbelthiere nicht dem Munde der Anneliden und der anderen Bilaterien entspricht.

Bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse wird wohl unsere oben auseinandergesetzte Theorie als die berechtigteste anzusehen sein.

Erklärung der Abbildungen von Tafel I—VIII.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

bm ventrales Längsmuskelfeld.
bmp Bauchmuskelplatte.
Bs Borstensäckchen bei Criodrilus.
Bstr Bauchstrang.
D Dissepimente.
dfp Darmfaserplatte.
ec Ectoderm.
Ec Ectoderm-Schluckzellen bei Criodrilus.
en Entoderm
Ep ventrale Endothelplatte bei Polygordius.
EO Excretionsorgan des Kopfes, Kopfniere bei Polygordius.
Fr adorale Flimmerrinne.
GS oberes Schlundganglion.
hp Hautmuskelplatte.
ih Mitteldarmhöhle.
lh primitive Leibeshöhle der Larve, sowie Kopfhöhle der vorgeschritteneren Stadien bei Polygordius und Kopfhöhle bei den Embryonen von Criodrilus.
m Muskelfaser.
ms Mesoderm.
Ms Die Urzellen des Mesoderms.
mstr Mesodermstreifen.
Mw Mundwulst von Criodrilus.
nf fibrilläre Nervensubstanz.
o Mund.
oe Oesophagus, Vorderdarm.
oi Innere Mündung des Oesophagus.
qm Quermuskeln der Bauchseite, die zwischen Bauchstrang und Seitenlinie ausgespannt sind, bei Polygordius.
R Hinterdarm.
rm dorsales Längsmuskelfeld.
rmp Rückenmuskelplatte.
Sh segmentale Leibeshöhle des Rumpfes.
sl Seitenlinie.
So Segmentalorgan (-Anlage).
Sp Scheitelplatte.
Sstr Seitenstränge oder Medullarplatten bei Criodrilus.
US Ursegmente des Mesoderms.
Wkr präoraler Wimperkranz.
wkr postoraler Wimperkranz.

Tafel I—III zur Embryonalentwicklung von Criodrilus.

Taf. I.

Sämmtliche Figuren mit Camera lucida nach Präparaten gezeichnet.

Fig. 1. Embryo, nach Bildung der Keimblätter und der Darmhöhle, von der Bauchfläche gesehen. Am Hinterende sieht man die 2 grossen Urzellen des Mesoderms (Ms) durchschimmern. $\frac{450}{1}$.

Fig. 2. Optischer Durchschnitt, Frontalschnitt, desselben Embryo. Sämmtliche Mesodermzellen des Embryo fallen in diese Schnittebene. $\frac{450}{1}$.

Fig. 3. Ein Embryo von etwas weiterem Stadium von der Seite gesehen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 4. Optischer Durchschnitt, Medianschnitt, desselben Embryo; in diese Schnittebene fällt eine einzige Mesodermzelle, nämlich eine der grossen Urzellen des Mesoderms. $\frac{450}{1}$.

Fig. 5. Weiter vorgeschrittenes Stadium, von der Bauchfläche gesehen. Die Protoplasmawände der Entodermzellen schimmern durch die Ectodermzellen hindurch. $\frac{450}{1}$.

Fig. 6. Derselbe Embryo im optischen Durchschnitt, Frontalschnitt. Es sind in dieser Abbildung die sämmtlichen, in einfacher Zellenreihe angeordneten Mesodermzellen des Embryo dargestellt, obwohl der vordere Theil der Mesodermzellreihe etwas über der Schnittebene, der hintere Theil etwas unter derselben gelegen ist, welches Verhalten auch in der Zeichnung angedeutet ist. $\frac{450}{1}$.

Fig. 7. Optischer Durchschnitt, Frontalschnitt desselben Embryo, bei etwas höherer Einstellung, um den Oesophagus zu zeigen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 8. Ungegliederter Embryo, von der Seite gesehen. In der Flächenansicht sind die polygonal angeordneten Protoplasmawände des Entoderm und der Mesodermstreifen gezeichnet, das Ectoderm ist blos am Rande im optischen Durchschnitt gezeichnet. $\frac{120}{1}$.

Fig. 9. Optischer Durchschnitt, Sagittalschnitt, der vorderen Region desselben Embryo. $\frac{120}{1}$.

Taf. II.

Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfregion. Sämmtliche Figuren mit der Camera lucida nach Präparaten gezeichnet; zur Darstellung der tieferen Schichten ist das Ectoderm zum Theil weggelassen.

Fig. 10. Vorderende eines Embryo, von etwas weiterem Stadium als Fig. 8, in der Fläche ausgebreitet. Es sind hier noch beinahe dieselben Verhältnisse, wie in Fig. 8 und 9, zu beobachten.

Fig. 11. Kopfregion von einem Embryo, der schon einige Ursegmente zeigte.

Fig. 12. Kopfregion eines Embryo von demselben Stadium wie Fig. 16.

Fig. 13. Kopfregion von einem Embryo von demselben Stadium wie Fig. 17. Die Scheitelplatte beginnt sich mit ihrem ventralen Rande schon vom Ectoderm

abzulösen, während sie am dorsalen Rande noch mit dem Ectoderm innig zusammenhängt.

Fig 14. Elemente, die durch Zerfall der Schluckzellen entstanden, in der Nähe des hinteren Oesophagusendes sich finden. A $\frac{120}{1}$, B $\frac{450}{1}$.

Fig. 15. Kopfregion eines Embryo von retortenförmiger Gestalt, dessen Bauchfurche schon eingestülpt ist. Die Scheitelplatte ist als oberes Schlundganglion schon zur vollkommenen Abschnürung gelangt, liegt aber noch im vordersten Körperende.

Taf. III.

Fig. 16. Embryonalstreifen von einem Embryo von kugelförmiger Gestalt, an dem schon die Scheitelplatte, nicht aber die Medullarplatten des Bauchstranges angelegt sind. Am Hinterende des Embryonalstreifens liegen die Urzellen des Mesoderms M s, darauf folgen nach vorne zu die einfachen Mesodermzellreihen, dann ein mehrschichtiger, aber ungegliederter Abschnitt des Mesodermstreifens. Noch weiter nach vorne die Region der Ursegmentbildung U S — hierauf die Region, in welcher die segmentale Leibeshöhle des Rumpfes zur scharfen Ausprägung gelangt S h; in den vorderen Segmenten sind die Segmentalorgananlagen S O und die Borstensäckchen B s differenzirt. $\frac{50}{1}$.

Fig. 17. Embryonalstreifen eines Embryo von eiförmiger Gestalt. Ausser der Scheitelplatte S p sind auch die Medullarplatten oder Seitenstränge in dem vorderen Theile des Rumpfes gebildet. Bezeichnungen wie in Fig. 16. $\frac{50}{1}$.

Fig. 18. Das Hinterende eines Mesodermstreifens von demselben Embryo, stärker vergrössert ($\frac{450}{1}$). Das Mesoderm ist auf den grossblasigen Entodermzellen aufliegend dargestellt, die Ectodermschichte ist weggelassen.

Fig. 19. Ursegmente desselben Embryo bei stärkerer Vergrösserung. $\frac{450}{1}$.

Fig. 20. Entwicklungsstadien der Segmentalorgane in 5 auf einander folgenden Segmenten, von einem Embryo vom Stadium der Fig. 16. $\frac{450}{1}$.

Fig. 21. Segmentalorgan, etwas weiter entwickelt als die vordersten Segmentalorgane in Fig. 18. $\frac{120}{1}$.

Tafel IV—VIII zur Entwicklungsgeschichte von Polygordius.

Taf. IV.

Die Metamorphose der Polygordiuslarve. Vergr. ungefähr $\frac{60}{1}$.

Fig. 22. Larve von ungegliedertem Stadium, von der Seite gesehen.

Fig. 22—29. Weitere Stadien; Entwicklung des Rumpfes und Vergrösserung des Kopfblase.

Fig. 30—33. Umwandlung der Larve in die definitive Form.

Taf. V.

Fig. 34. Ungegliederte Larve, von der Zeite gesehen; nach einem Präparate gezeichnet, mit besonderer Berücksichtigung des optischen Durchschnittes, doch sind auch ausserhalb der Sagittalebene liegende Gebilde angedeutet, und zwar: der Mesodermstreif des Rumpfes, die die Leibeshöhle durchziehenden Muskelfasern, der Excretions-

canal, ferner die Zellen der Wimperkränze und die Scheitelplatte in ihrer Flächenausbreitung. $\frac{120}{1}$.

Fig. 35. Ungegliederte Larve, nach einem Präparat gezeichnet, vom Afterpole gesehen. Flächenansicht, der Darmcanal ist durchschimmernd angedeutet. $\frac{120}{1}$.

Fig. 36. Dieselbe Larve vom Scheitelpole gesehen, Flächenansicht, der Darmcanal durchschimmernd angedeutet. $\frac{120}{1}$.

Fig. 37. Ein Stück der Leibeswand aus der Region der Wimperkränze, von der Fläche gesehen (von einer Larve vom Stadium der Fig. 23). $\frac{450}{1}$.

Fig. 38. Leibeswand aus der Region der Wimperkränze im optischen Durchschnitte. $\frac{450}{1}$.

Fig. 39. Zellen des präoralen Wimperkranzes, von einer Larve vom Stadium der Fig. 35; die kleineren Zellen sind aus dem dorsalen Theile des Wimperkranzes. Die hohe Cuticula ist von Porencanälen durchbohrt, die in ihrem Verlaufe eine scharf abgesetzte Anschwellung zeigen.

Fig. 40. Zellen des präoralen Wimperkranzes von der Fläche gesehen, um die reihenweise Anordnung der Porencanäle der Cuticula zu zeigen.

Fig. 41. Region der Wimperkränze von der Rückenlinie einer sehr jungen Larve. Die Wimperkränze sind hier noch nicht vereinigt. $\frac{120}{1}$.

Fig. 42. Optischer Durchschnitt der Leibeswand in der Region des Scheitelfeldes, nach dem lebenden Objecte gezeichnet, oberhalb der Verdickungen, die den Zellkernen entsprechen, sind Büschel von feinen Flimmerhaaren eingepflanzt.

Fig. 43. Optischer Durchschnitt durch die Scheitelplatte (Stadium der Fig. 24), nach dem lebenden Objecte gezeichnet, um die Flimmerhaare zu zeigen.

Fig. 44. Optischer Durchschnitt der Leibeswand aus der postoralen Region des Kopfes.

Fig. 45. Flächenansicht aus der Region des Scheitelfeldes, nach dem lebenden Objecte gezeichnet. n Nervenfaser, die sich gabelt, und deren Aeste unterhalb der durch die Insertions-Flimmerhaare kenntlichen Zellkerne endigen. An der Basis jedes Flimmerhaares ein feines Porencanälchen in der Cuticula.

Fig. 46. Optischer Durchschnitt der Leibeswand einer jungen Larve. Die Cuticula durch Maceration von dem Protoplasma der Zellen abgehoben.

Fig. 47. Eine jener papillenförmigen Erhebungen der Haut, welche vor dem hinteren Wimperkranze gelegen sind, vom Stadium der Fig. 31, nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 48. Längsschnitt durch die Region des hinteren Flimmerkranzes, nach einem Präparat einer Larve vom Stadium der Fig. 29. $\frac{450}{1}$.

Fig. 49. Excretionsorgan einer ungegliederten Larve, nach einem Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat gezeichnet.

Fig. 50. Entodermzellen (von einer Larve vom Stadium der Fig. 25) nach einem Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat gezeichnet. A. Optischer Durchschnitt, B. Flächenansicht.



Taf. VI.

Fig. 51. Scheitelfeld mit den Nervenverzweigungen von einer Larve vom Stadium der Fig. 24., nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 52. Nervenverzweigungen und Ganglienzellen aus dem peripherischen Theile des Scheitelfeldes einer Larve vom Stadium der Fig. 29. Nach dem lebenden Objecte, bei starker Vergrösserung.

Fig. 53. Ganglienzelle aus dem Seitennerven des Scheitelfeldes (Larve vom Stadium der Fig. 22), Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat. $\frac{450}{1}$.

Fig. 54. Scheitelplatte mit Augenflecken und Tentakelanlagen, seitlich von derselben die Flimmergruben. Nach einer lebenden Larve vom Stadium der Fig. 26.

Fig. 54 a. Flimmergrube desselben Objectes mit dem Nerven, bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Am Rande der Flimmergrube sieht man die Cuticula im optischen Durchschnitt.

Fig. 55. Augenfleck mit lichtbrechendem Körper, nach einem Ueberosmium-Picrocarmin-Präparat.

Fig. 56. Scheitelplatte mit Augenfleck, Tentakelanlagen und Flimmergrube, von einer Larve vom Stadium der Fig. 30, von der Seite gesehen.

Fig. 57. Rumpfkegel einer ungegliederten Larve vom Afterpole aus gesehen. Das Ectoderm ist nur durch Schattirung angedeutet, während die Mesodermstreifen in ihrer histologischen Structur dargestellt sind. Camera lucida $\frac{450}{1}$.

Fig. 58 Rumpfkegel einer etwas älteren Larve, Darstellung wie in Fig. 57.

Fig. 59. Rumpf einer Larve mit Ursegmenten, jedoch von etwas früherem Stadium, als Fig. 23, vom Afterpole gesehen, nach dem lebenden Objecte gezeichnet. Vergr. ungefähr $\frac{250}{1}$.

Fig. 60. Optischer Längsschnitt durch die Leibeswand in der Gegend der Ursegmente (Larve vom Stadium der Fig. 23) A nach einem Präparate (mit Camera lucida), B nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 61. Längsschnitt durch die Leibeswand, in der Region des Rückenmuskelfeldes aus den vorderen Segmenten des Rumpfes einer Larve vom Stadium der Fig. 29, Camera lucida. $\frac{450}{1}$.

Fig. 62 Flächenansicht des Hautmuskelblattes aus derselben Region, um das Verhältniss der Muskelfibrillen zu den Zellen zu zeigen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 63. Darstellung der Muskelfelder nach einem Präparat von einer Larve von ungefähr dem Stadium der Fig. 31. Seitenansicht, Vergr. $\frac{120}{1}$.

Bstr Bauchstrang, im optischen Durchschnitt gezeichnet.

bm Bauchmuskelfeld }
rm Rückenmuskelfeld } in Flächenansicht,
sl Seitenlinie }

in der mit * bezeichneten Region ist das Bauchmuskelfeld weggelassen und das tiefere Stratum der queren Bauchmuskeln zur Darstellung gekommen.

Fig. 64. Quermuskeln eines etwas weiter vorgeschrittenen Stadiums mit ihrem Peritonealüberzug, bei stärkerer Vergr. dargestellt. $\frac{450}{1}$.

Taf. VII.

Zur Entwicklungsgeschichte des Nierensystems von Polygordius. Sämmtliche Figuren sind nach dem lebenden Objecte bei Hartnack Immersion 10 gezeichnet (nur Fig. 76, 77, 78 bei etwas schwächerer Vergrösserung), der Massstab der Zeichnung ist, aber nur etwa $\frac{500}{1}$ bei Fig. 65—73 und Fig. 79, etwas stärkere Vergr. bei Fig. 74, schwächere Vergr. bei Fig. 80.

Fig. 65.
Fig. 66. } Excretionscanal einer jungen, ungegliederten Larve.

Fig. 67. Trichter und erweitertes Anfangsstück eines Excretionscanales einer ungegliederten Larve.

Fig. 68. Zweiästiger Excretionscanal einer noch ungegliederten Larve.

Fig. 69. Kopfniere von einer Larve, etwas jünger als die der Fig. 24. 1. 2. 3. Mesodermsegmente des Rumpfes.

Fig. 70. Kopfniere und Anlage des ersten Segmentalorgans, von einem etwas älteren Stadium, als Fig. 24.

Fig. 71. Weiteres Entwicklungsstadium des ersten Segmentalorgans, nach einer anderen Larve.

Fig. 72. Weitere Entwicklung des ersten und Bildung des zweiten Segmentalorgans.

Fig. 73. Die Entwicklung des flimmernden Canales, aus welchem die Segmentalorgane entstehen, erstreckt sich bis in das 9. Rumpfsegment. Nach einer Larve von ungefähr dem Stadium der Fig. 25.

Fig. 74. Weiteres Entwicklungsstadium der Segmentalorgane, nach einer Larve vom Stadium der Fig. 27.

Fig. 75. Segmentalorgane einer Larve von einem Stadium, etwas älter, als das der Fig. 29.

Fig. 76. Flimmergang eines Segmentalorgans in eine vacuolenähnliche Erweiterung mündend, welche dem Ectoderm (Seitenlinie) angehört (Stadium der Fig. 29).

Fig. 77. Aehnliche vacuolenförmige Erweiterungen, von der Fläche gesehen.

Fig. 78. Seitenlinie mit vacuolenförmigem Endabschnitt des Segmentalorgans, im optischen Durchschnitt.

Fig. 79. Kopfniere einer Larve vom Stadium der Fig. 30.

Fig. 80. Vorderende eines jungen Polygordius. Kopfniere und das erste Segmentalorgan sind eingezeichnet, insoweit sie noch zu verfolgen waren; Flimmerbewegung war in denselben nicht mehr wahrzunehmen.

Taf. VIII.

Sämmtliche Figuren mit Camera lucida gezeichnet. Vergr. $\frac{450}{1}$.

Fig. 81. Optischer Querschnitt durch den Rumpf der ungegliederten Larve, dicht vor dem After durch die zwei grossen Urzellen des Mesoderms. Nach demselben Objecte, wie Fig. 57 gezeichnet.

Fig. 82. Optischer Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes, nach demselben Objecte.



Fig. 83. Querschnitt durch das Vorderende des Rumpfes, Stadium der Fig. 58.

Fig. 84. Querschnitt aus dem hintersten Ende (Hinterdarmregion) einer Larve vom Stadium der Fig. 25.

Fig. 85. Querschnitt derselben Larve, etwas weiter nach vorne (noch immer durch den Hinterdarm) geführt.

Fig. 86. Querschnitt derselben Larve, aus der vorderen Region des Rumpfes.

Fig. 87. Querschnitt aus dem hinteren Drittheil des Rumpfes einer Larve vom Stadium der Fig. 29.

Fig. 88. Querschnitt aus der vorderen Rumpfregion derselben Larve.

Fig. 89. Querschnitt aus dem Rumpfe eines jungen Polygordius, vom Stadium der Fig. 32.

Fig. 90. Querschnitt durch das vorderste Ende des Kopfes desselben Individuums.

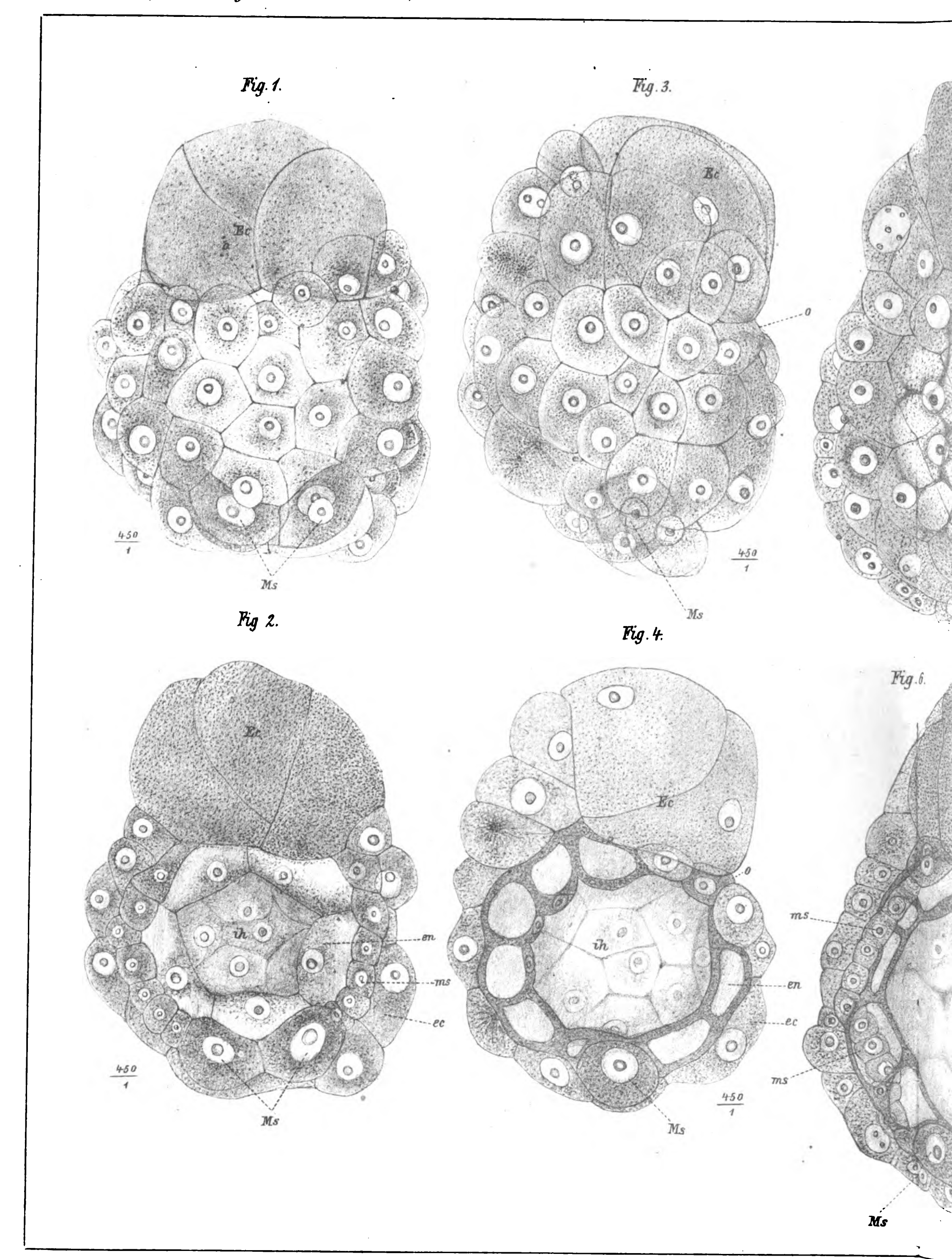
Fig. 91. Querschnitt durch dasselbe Individuum, weiter nach rückwärts geführt.

Fig. 92. Querschnitt durch dasselbe Individuum, noch weiter nach rückwärts, dicht vor die Mundöffnung geführt. Die vordere Wandung des Oesophagus ist angeschnitten.

Fig. 93. Querschnitt durch die hintere, postorale Kopfregion desselben Individuums.

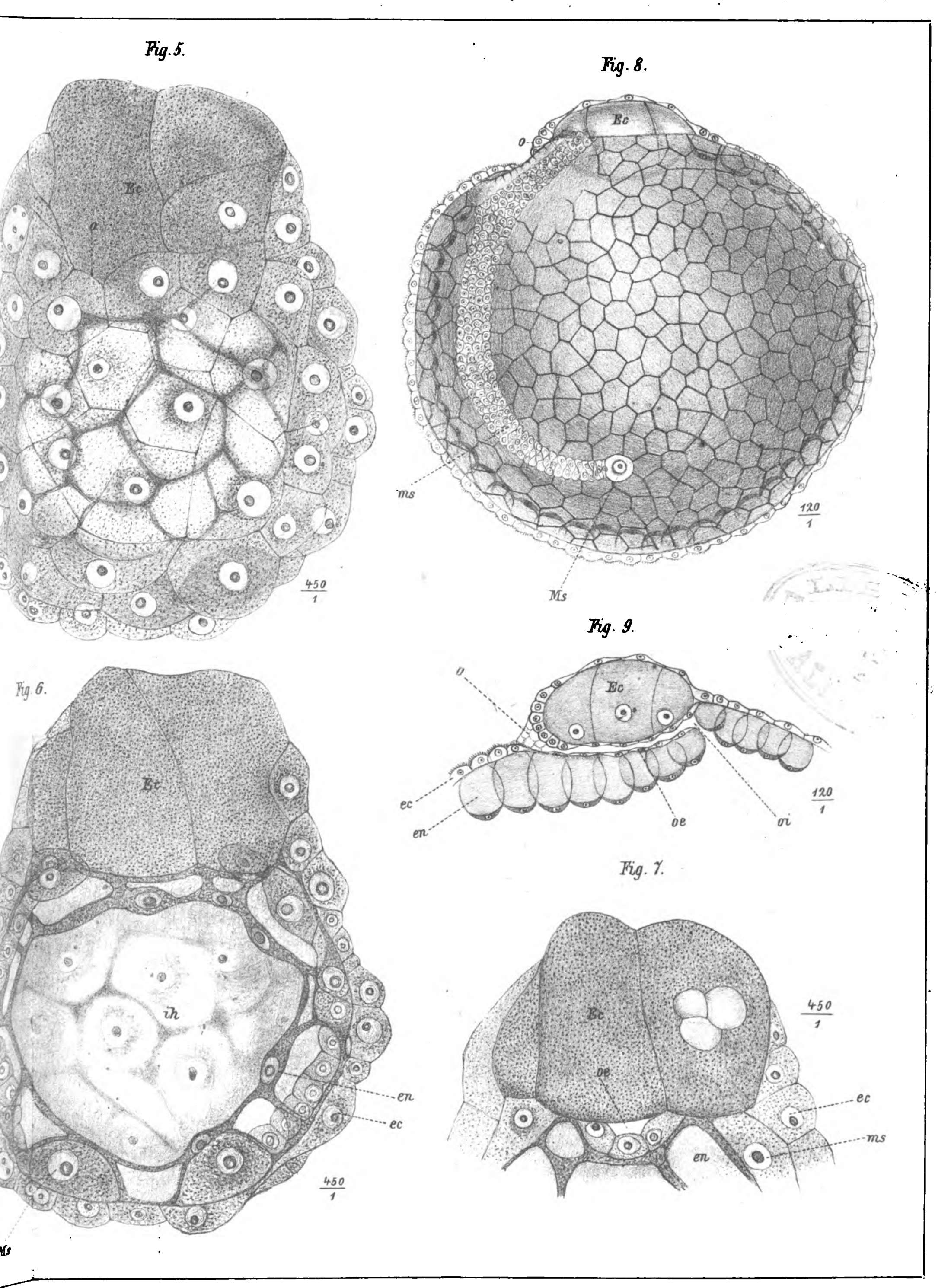
Fig. 94. Querschnitt aus der vorderen Hälfte des Rumpfes einer pelagisch gefischten Larve, deren Kopf denselben Bau zeigte, wie Fig. 31. Die Verhältnisse des Rumpfes scheinen nach der mir vorliegenden Schnittserie weiter entwickelt, als in Fig. 89.


LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF
CALIFORNIA

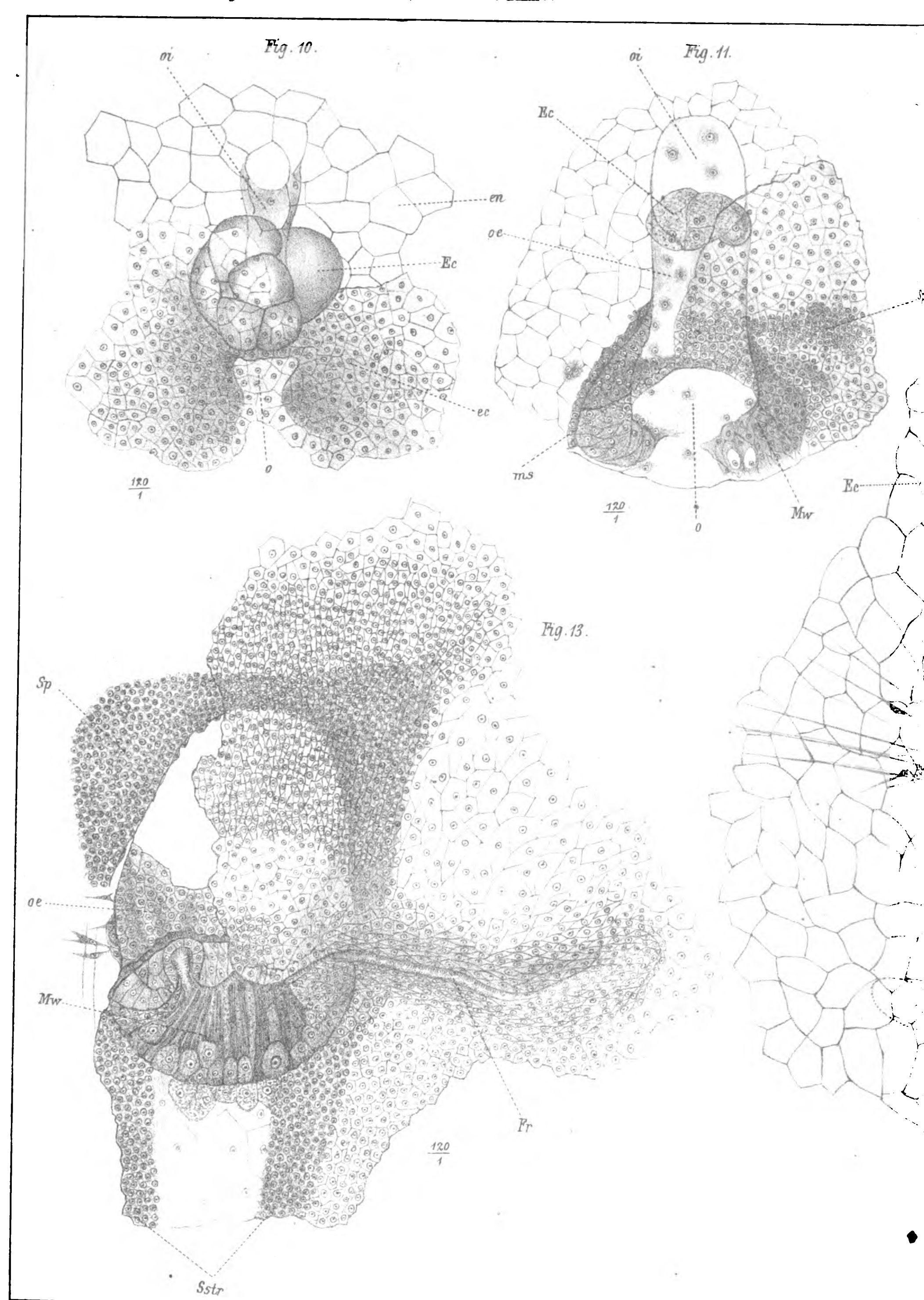


Gez. v. Verf. lith. v. Dr J. Heitzmann.

Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof- u. Universi

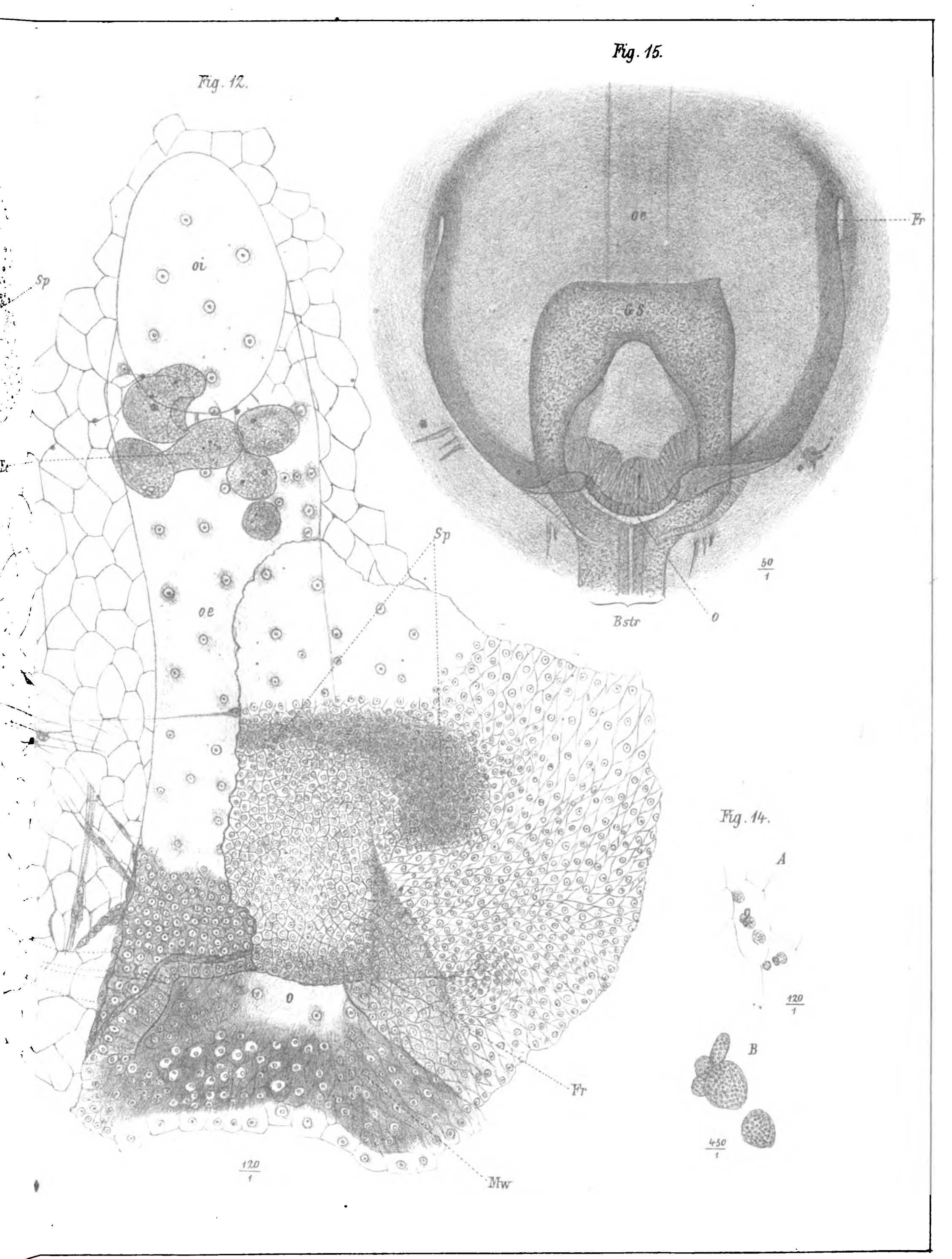


Lith. Anst. v. J. Appel & Co. Wien.



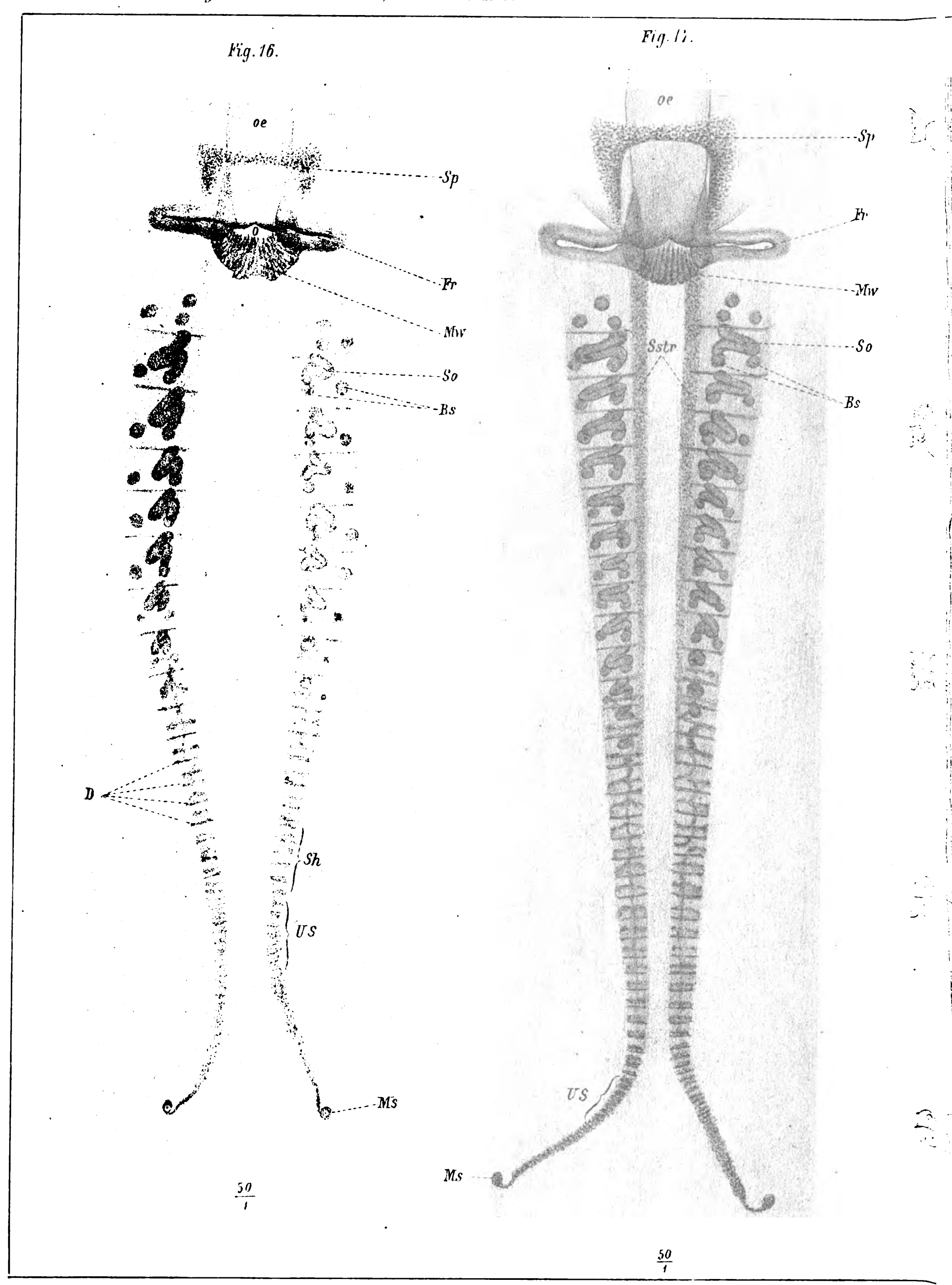
Gez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.

Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u.



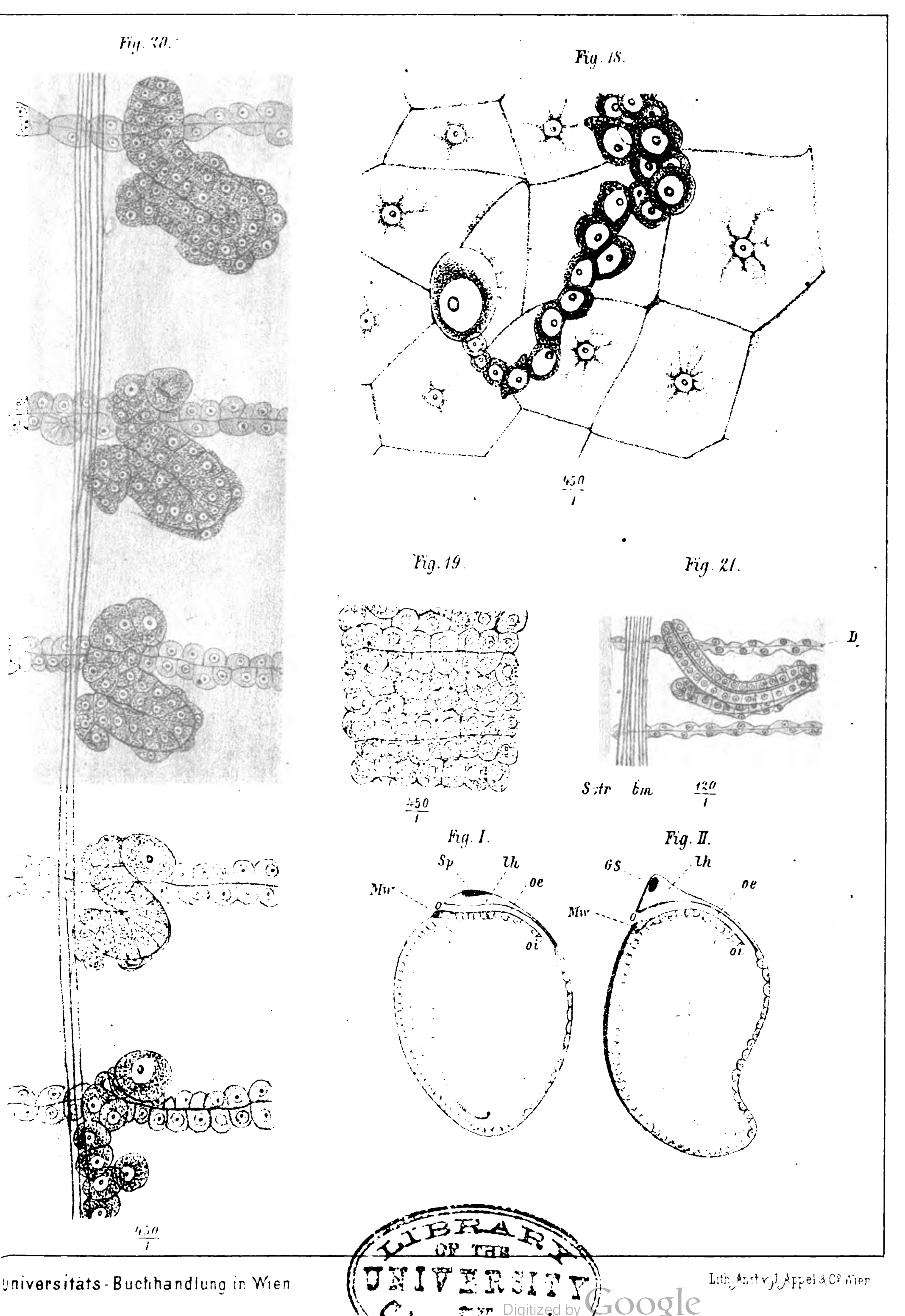
k. Hof- u. Universitäts-Buchhandlung in Wien

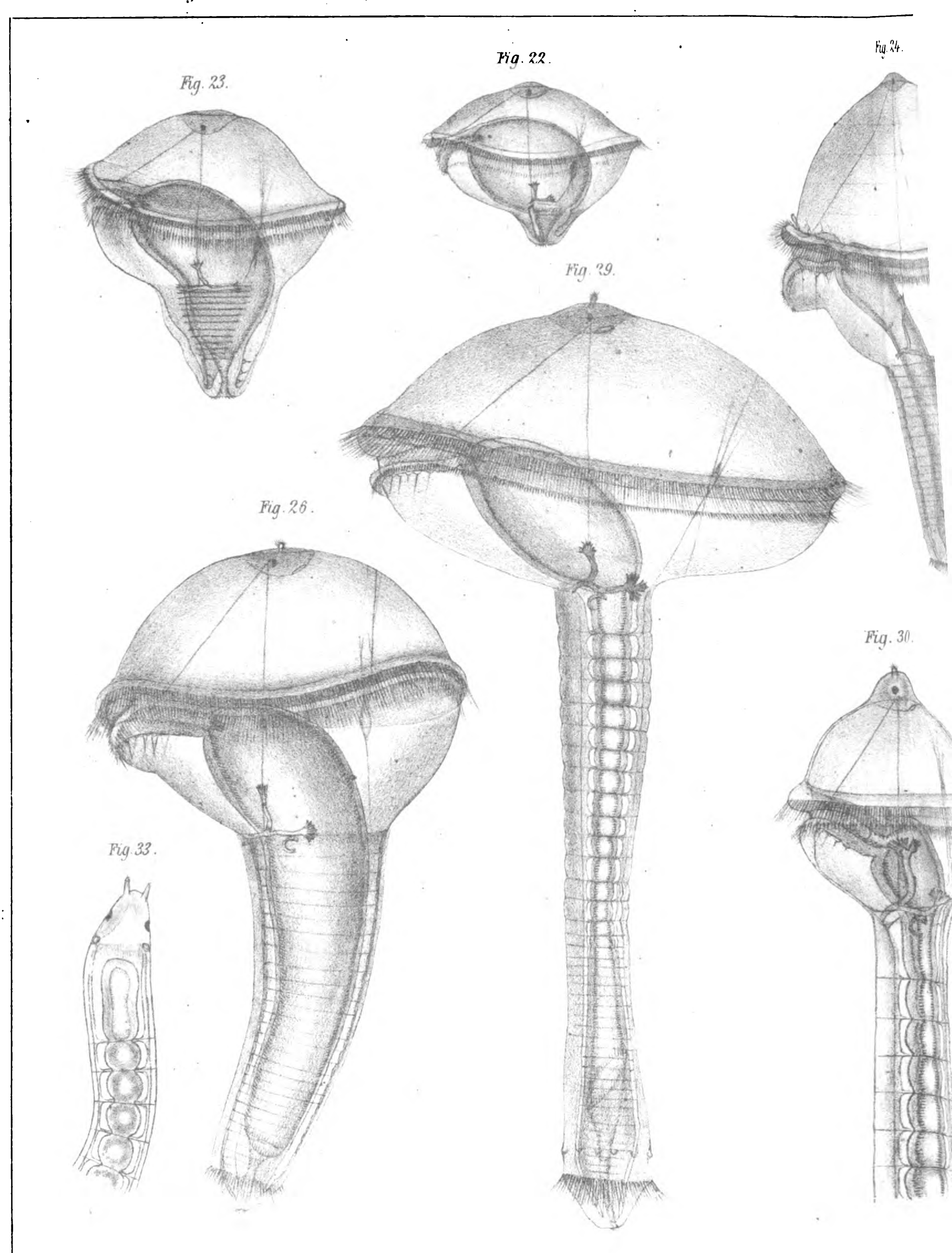
Lith. Anst. v. J. Appel & Co. Wien



Gez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.

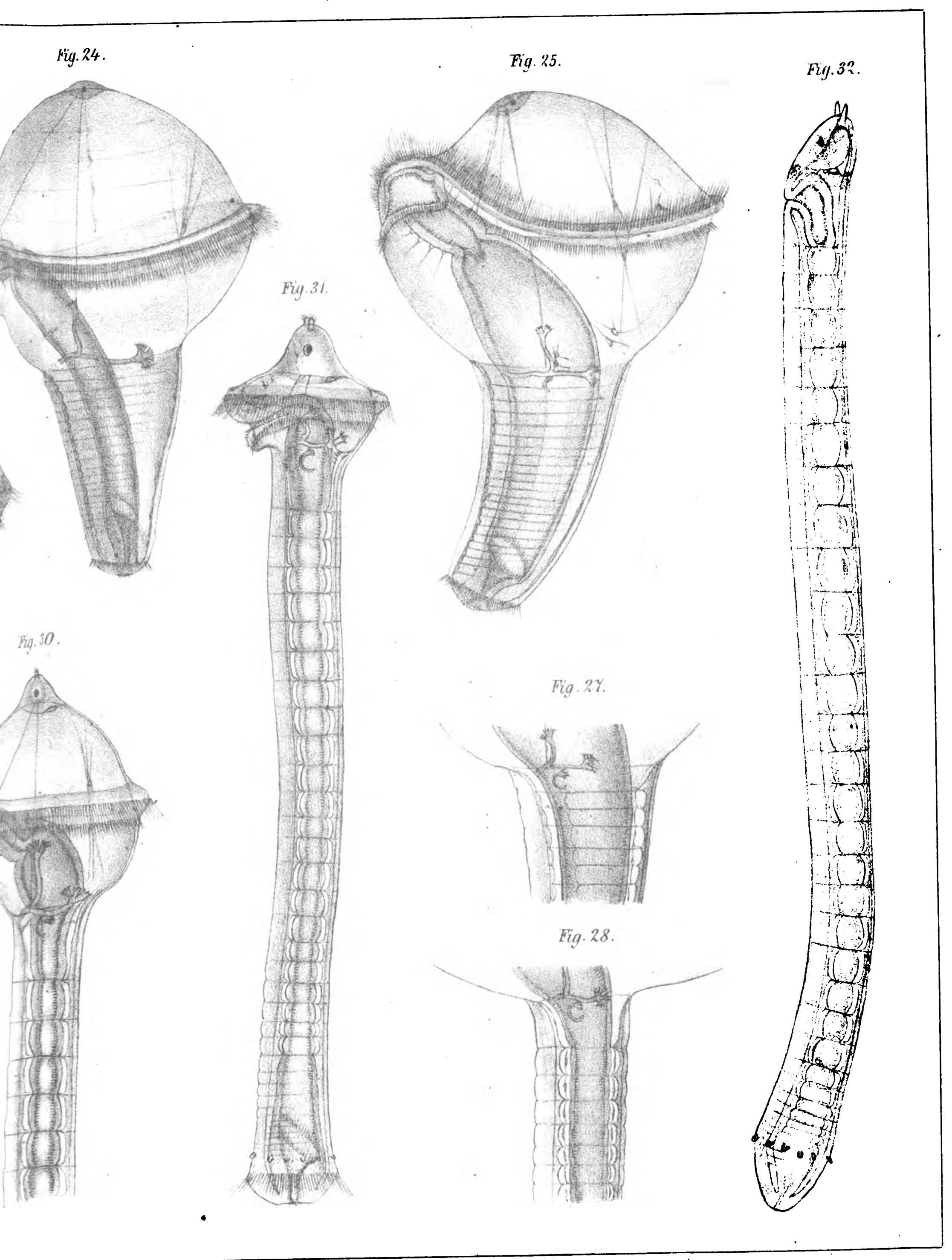
Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof- u. Univer


Fig. 20.
Fig. 18.
450/1
Fig. 19.
Fig. 21.
D.
S.tr
bm
120/1
450/1
Fig. I.
Sp
Uh
oe
Mw
o
oi
Fig. II.
GS
Uh
oe
Mw
o
oi
450/1

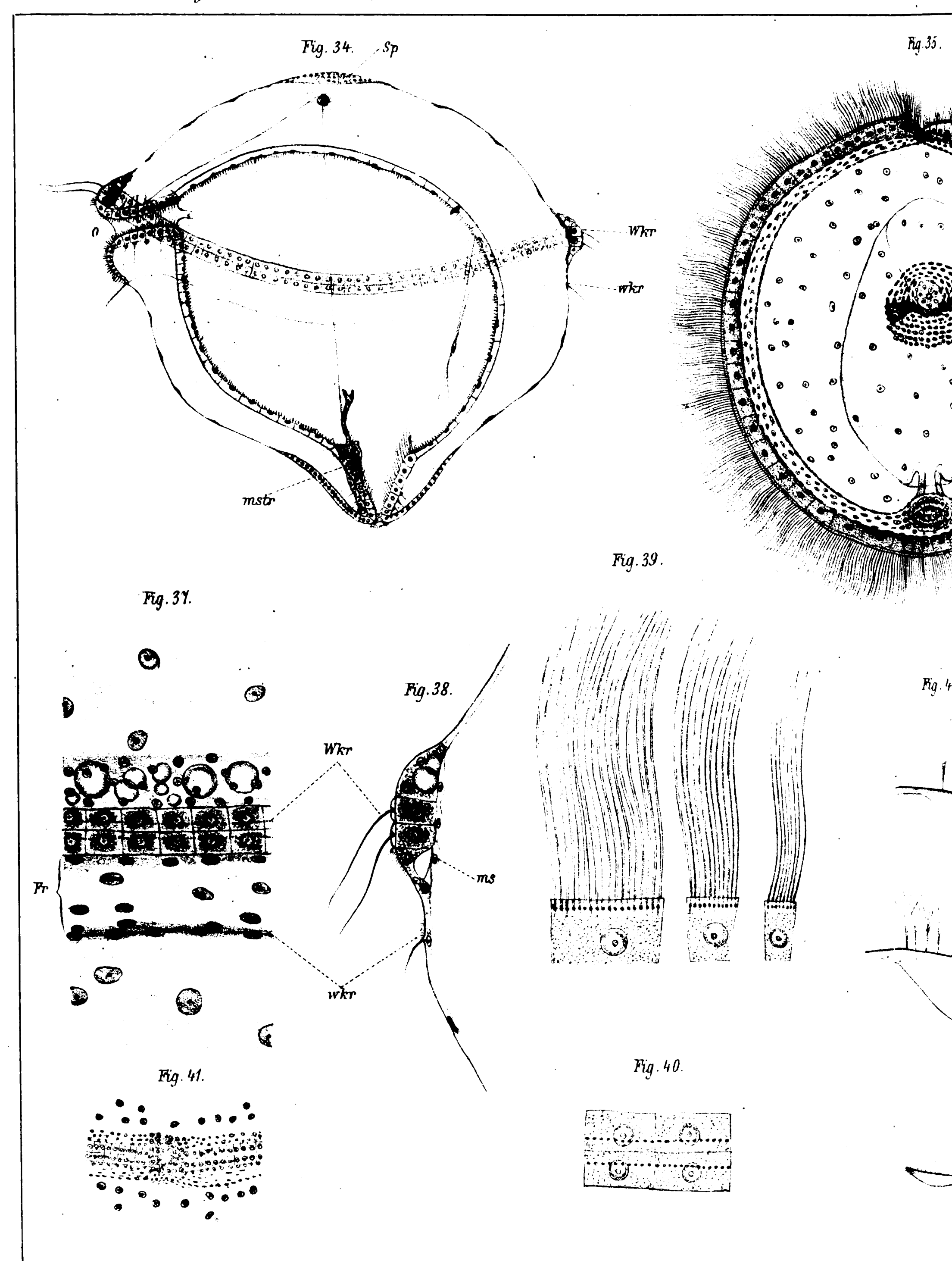


Gez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.

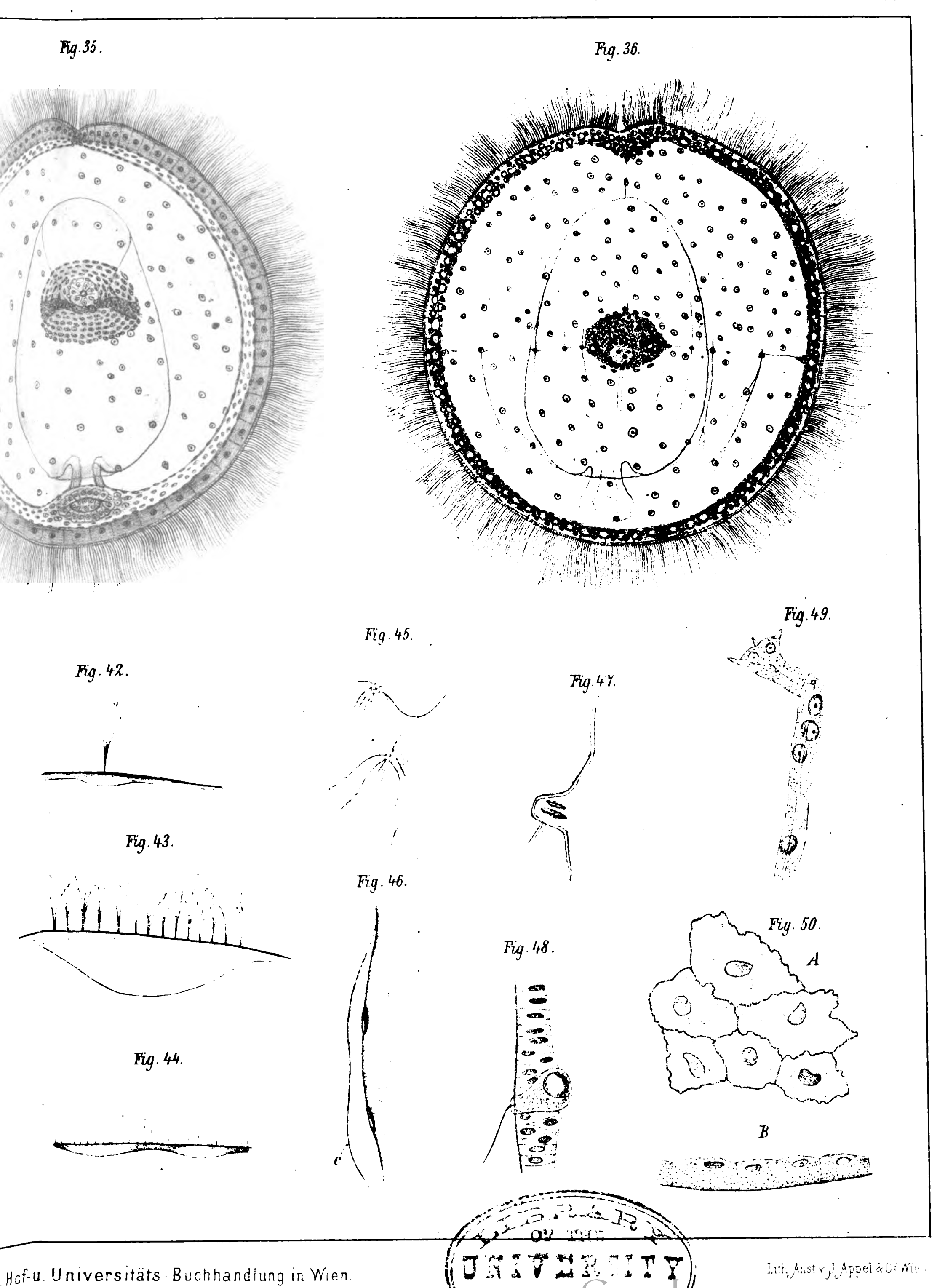
Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u.



Hof-u. Universitäts-Buchhandlung in Wien.
Lith. Anst. v. J. Appel & Cº Wien.

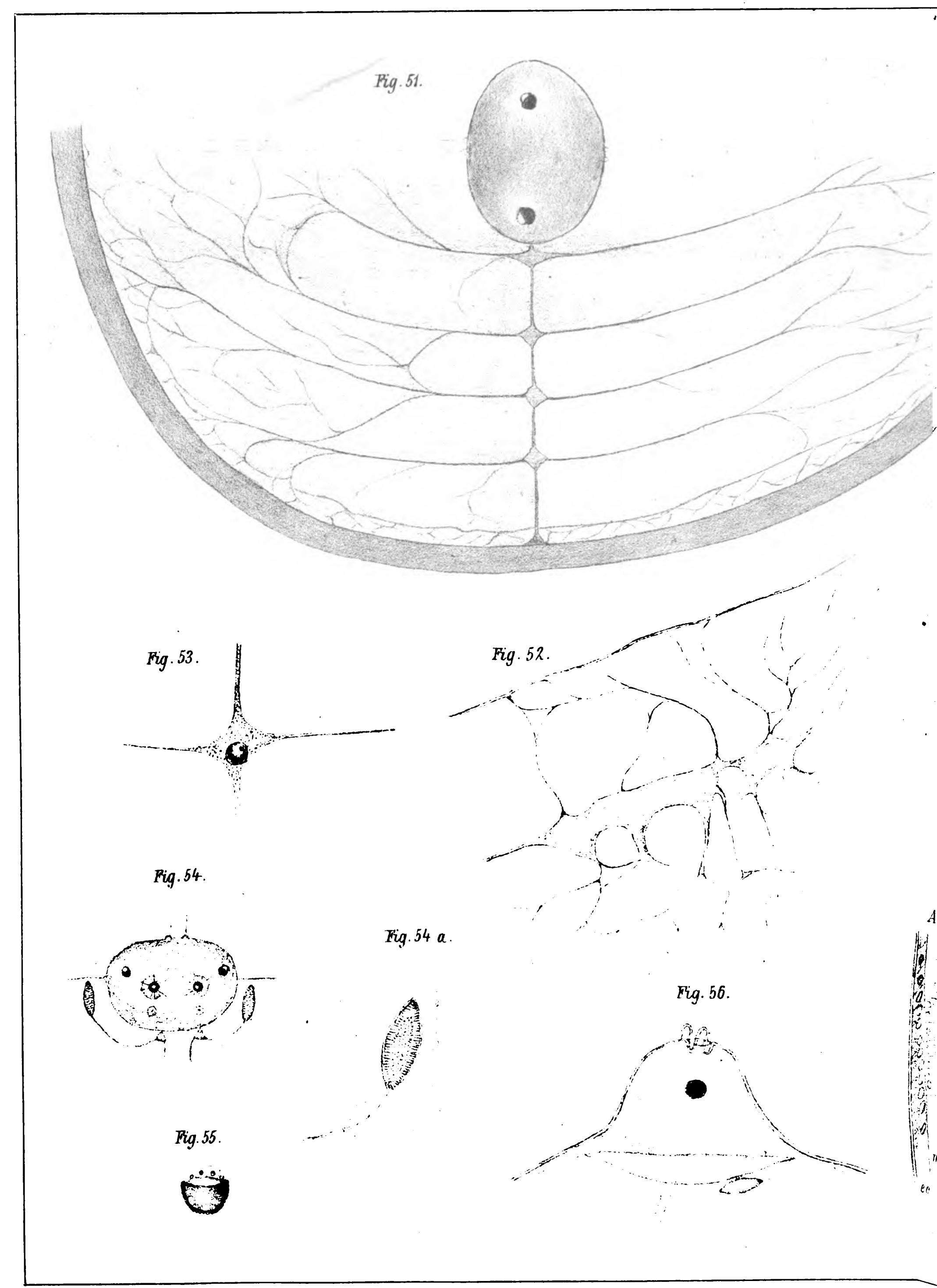


Gez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.
Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof- u. Universit



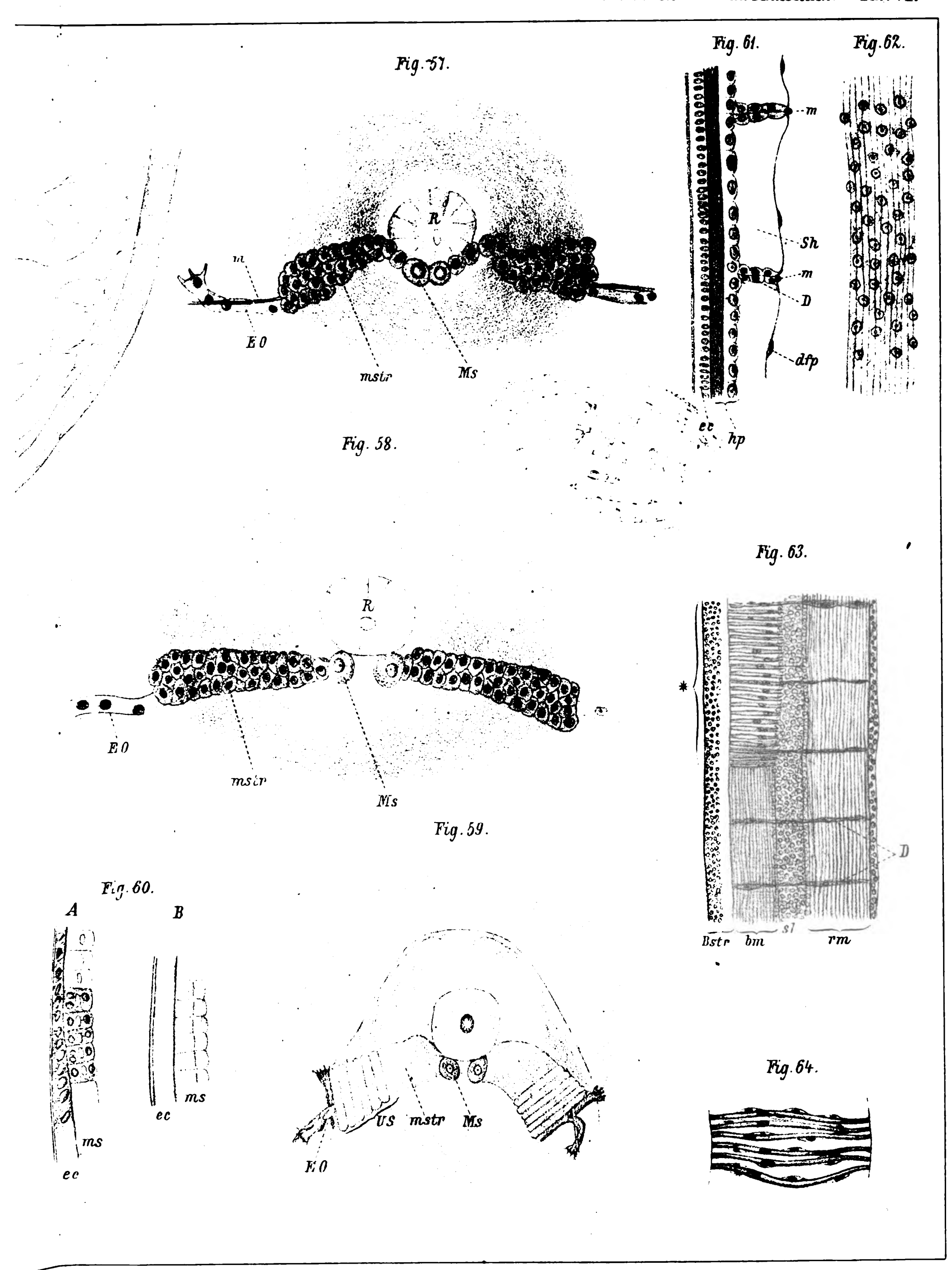
Hof-u. Universitäts-Buchhandlung in Wien.

Lith. Anst. v. J. Appel & Co. Wien.



Gez.v.Verf. lith.v.Dr J. Heitzmann.

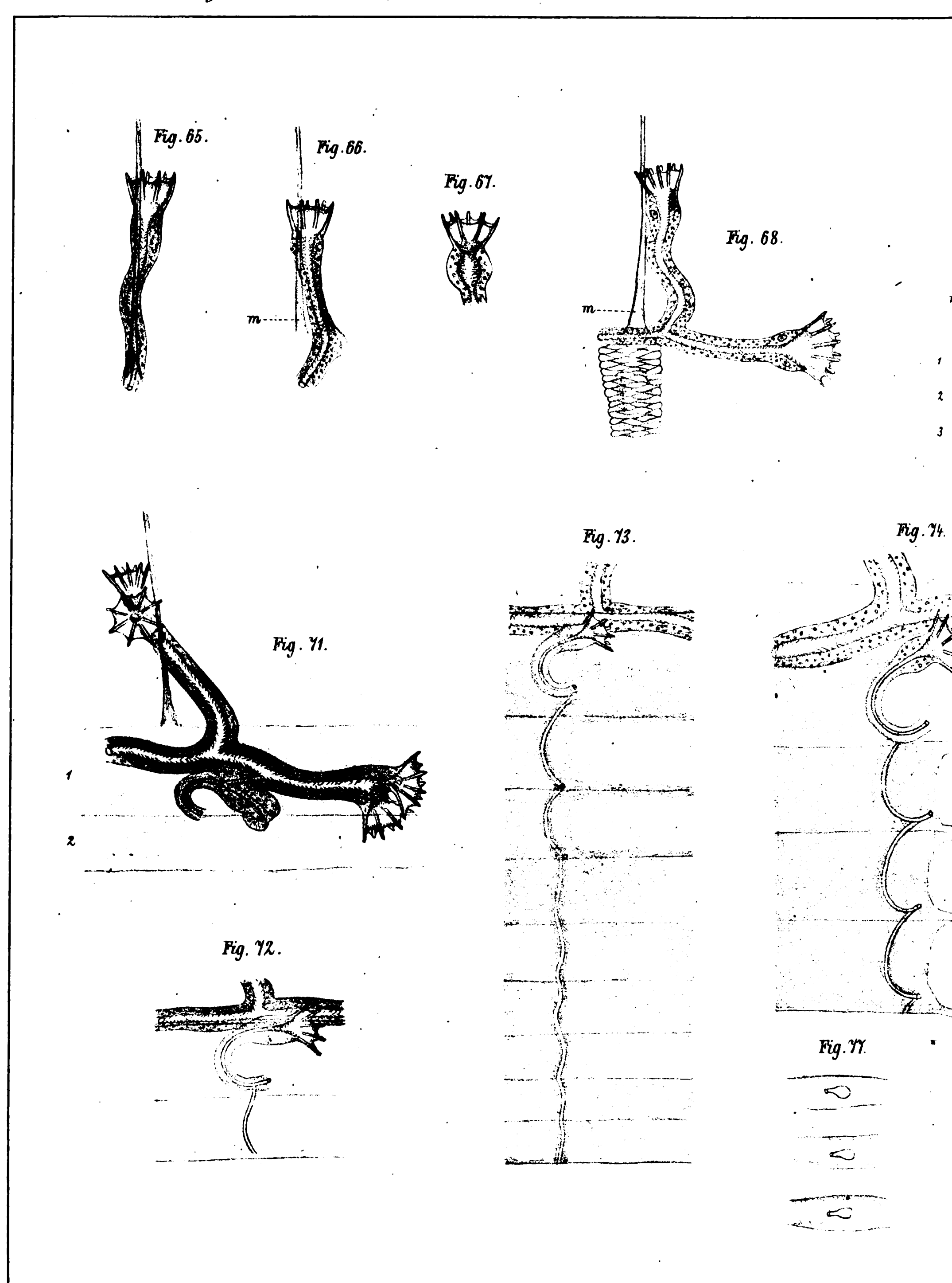
Verlag v. Alfred Hölder, k.k.Hof-u.Univ



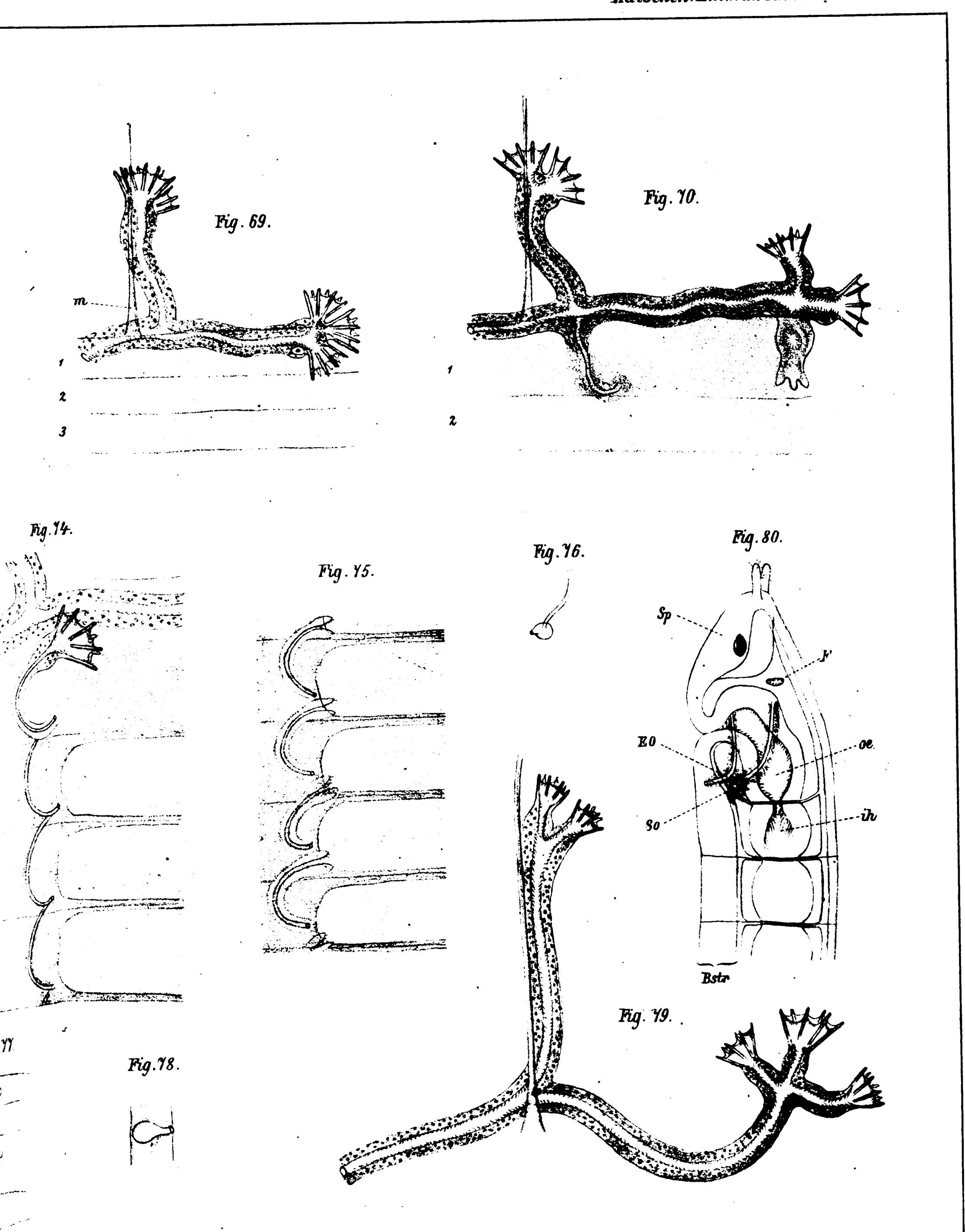
Hof-u. Universitäts-Buchhandlung in Wien.

Lith. Anst. v. J. Appel & Co. Wien.





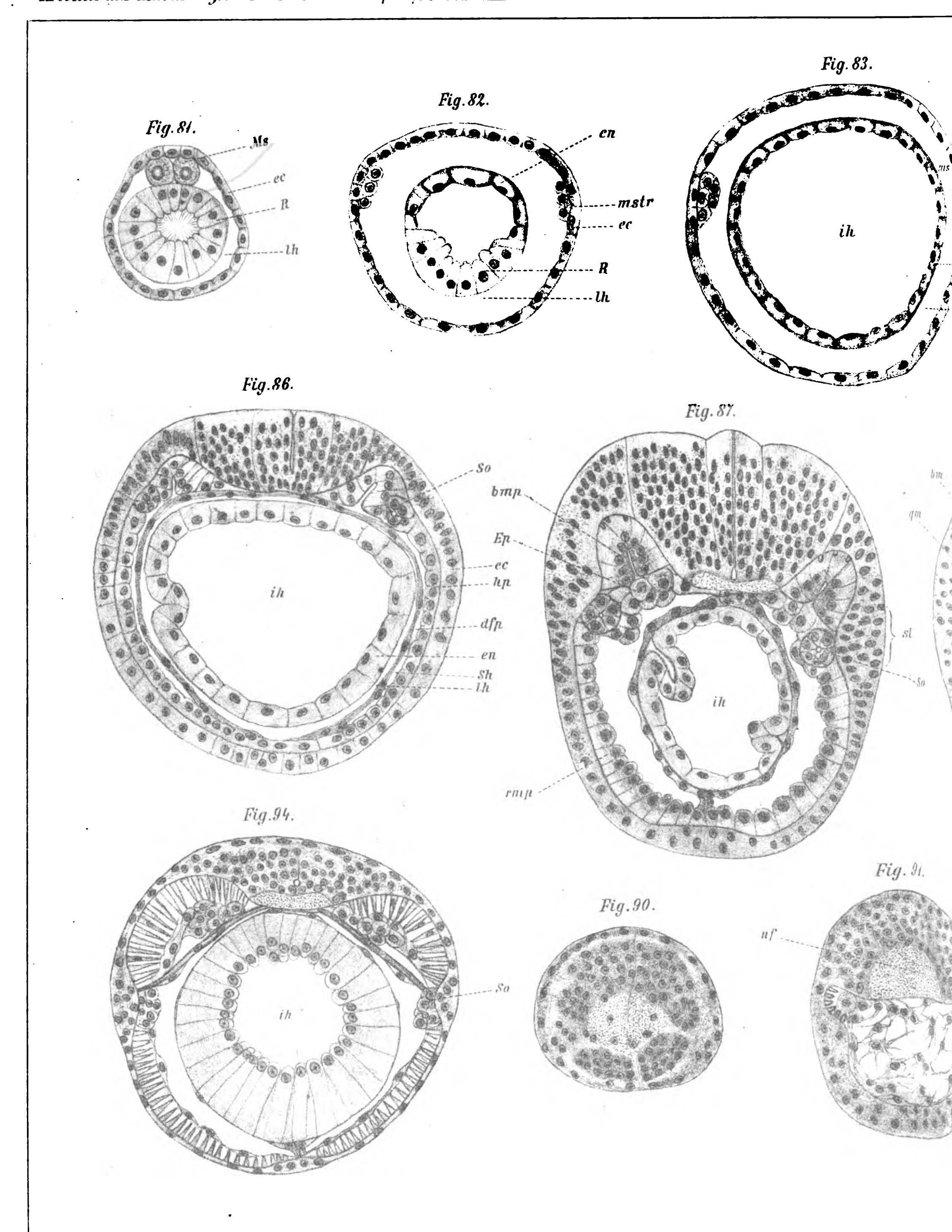
Gez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.
Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u. Unive



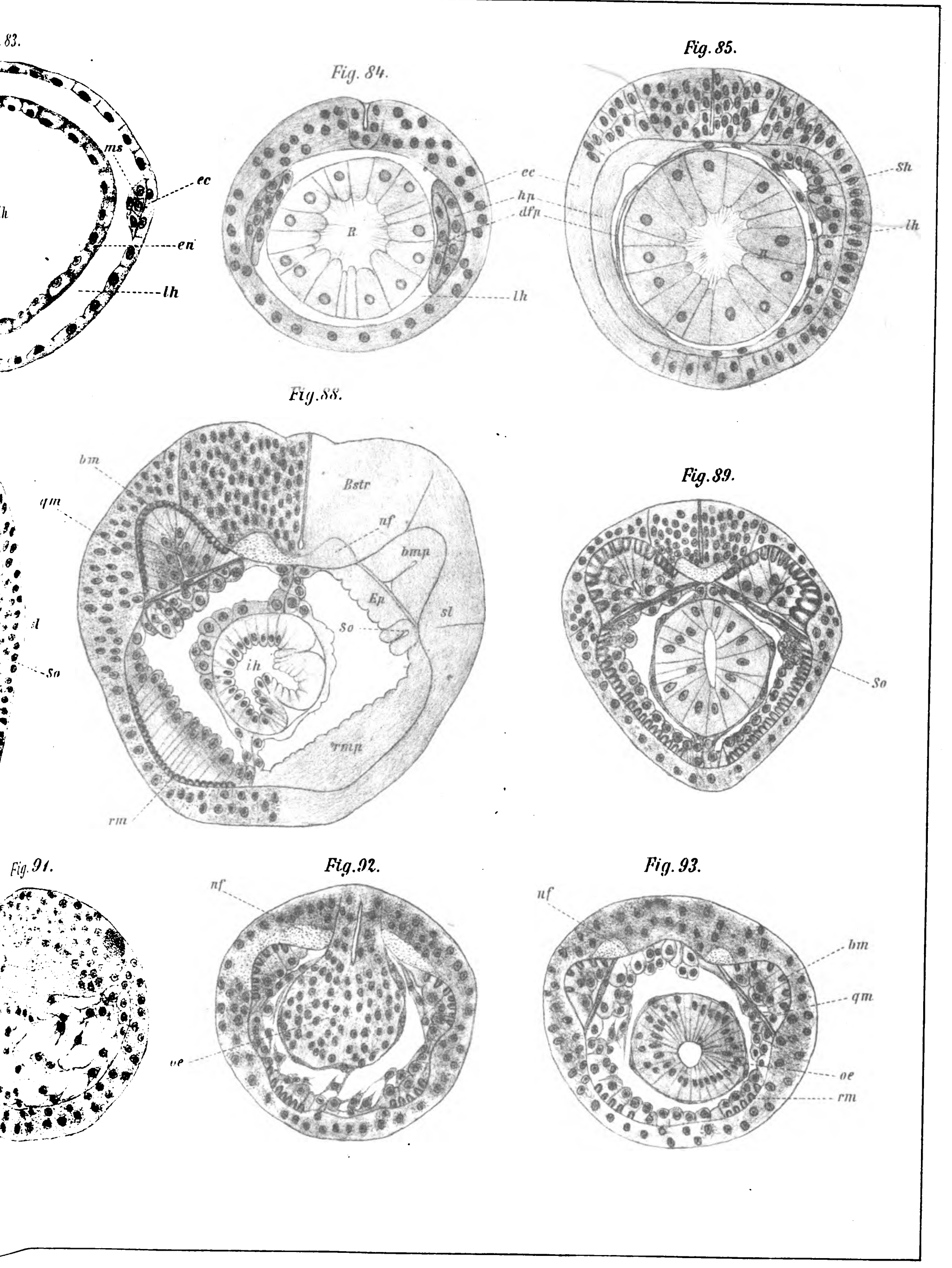
k. Hof-u. Universitäts-Buchhandlung in Wien.

Lith. Anst. v. J. Appel & Co. Wien.

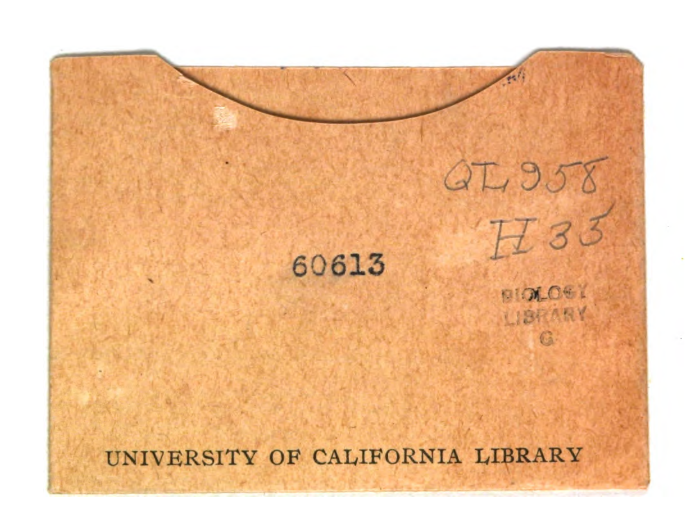




Gez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.
Verlag v. Alfred Hölder, k. k. Hof- u. Univers



of-u. Universitäts-Buchhandlung in Wien. Lith. Anst. v. J. Appel & Co. Wien.


QL958
H35
60613
BIOLOGY
LIBRARY
G
UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY

